

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ARRIVÉE À MATURITÉ, LA STRUCTURE HÉRITÉE DES PEUPEMENTS
EXPLOITÉS SE RAPPROCHE-T-ELLE PLUS RAPIDEMENT DE LA STRUCTURE
DES PEUPEMENTS PRIMAIRES COMPARATIVEMENT AUX PEUPEMENTS
BRÛLÉS ?

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
ARMAND RESNEAU

JANVIER 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

“We often forget that we are nature. Nature is not something seperate from us.
So when we say that we have lost our connection to nature,
we have lost our connection to ourselves”.

Andy Gold Sworthy

AVANT-PROPOS ET REMERCIEMENTS

Ce mémoire est le résultat de mon projet de recherche qui a débuté en septembre 2012, dans le cadre de ma maîtrise en sciences de l'environnement à l'Université du Québec à Montréal (UQAM). Les résultats de l'étude sont présentés sous la forme d'un article scientifique. Ce mémoire débutera par une introduction générale qui fait état des connaissances globales de la dynamique forestière de la forêt boréale dans lequel s'inscrit la problématique étudiée. Une conclusion générale reprend les conclusions de l'article scientifique et évoque l'impact de cette étude sur la compréhension de la problématique établie. Les co-auteurs de l'article scientifique sont le Dr Daniel Kneeshaw et le Dr Louis De Grandpré.

Mes premières reconnaissances vont à Dan et Louis, mes directeurs, qui m'ont offert cette opportunité. Chacun à votre manière, vous avez été pendant les différentes étapes de ce projet d'un soutien très apprécié. Merci pour votre appui, votre patience, votre disponibilité, vos corrections et critiques. Merci aussi d'avoir cru en moi et de m'avoir fait confiance alors que je ne connaissais rien à la foresterie. Bravo à votre dévouement pour la recherche et votre humanité avec vos étudiants.

Je tiens ensuite à remercier les professionnels du CFL : Dave, Dominique et Stéphane. Merci pour votre aide sur le terrain et vos services rendus. Merci aussi aux professionnels du CEF: Daniel Lesieur pour son aide en dendrochronologie et Stéphane Daigle pour son appui en statistique.

Je remercie aussi tous les aides de terrain qui m'ont permis de vivre une expérience aussi enrichissante tant professionnellement qu'humainement. Je ne pourrais pas penser à la Côte-Nord sans penser aux parties de pêches, aux excursions en canot ou à pieds, les longs débats autour d'un feu ou d'un bon souper, les baignades au détour de la Toulnostouc. Un gros merci aussi aux deux stagiaires, Maxime Fournier et Maria Luiza, qui ont fait les analyses de photos hémisphériques et de dendrochronologie qui m'ont permis d'ajouter des données à mon projet.

Je tiens aussi à saluer tous mes amis et colocataires qui m'ont côtoyé tout au long de ces deux années. Je remercie particulièrement deux amis, Pierre et Romano qui ont su m'épauler et me remotiver dans les moins bons moments.

Je tiens aussi à remercier mes collègues de bureau et de terrain, maintenant amis, qui ont nourri mes réflexions et les ont confrontées sans détour. Merci de votre soutien, de vos conseils et de vous être mis à plusieurs pour rendre ces parties d'échecs intéressantes! Je remercie Louis pour son aide en dendro et je tiens spécialement à remercier Gauthier pour son précieux soutien, que ce soit pour les analyses de photos hémisphériques, les stats ou encore ses relectures. Merci de ton aide Gauthier.

J'aimerais également remercier ma famille: ma mère, ma sœur et mon frère qui malgré la distance ont toujours su m'écouter et me soutenir de leur possible.

Enfin, je tiens à remercier l'organisme subventionnaire, les Fonds de la Recherche Québécoise sur la Nature et les Technologies (FRQNT), sans qui le travail n'aurait pas pu être réalisé.

Voici l'aboutissement d'un projet qui m'aura amené à découvrir le Québec, la foresterie et effectuer un voyage au plus profond de moi-même. Merci à tous d'avoir fait de cette opportunité une formidable expérience!

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS ET REMERCIEMENTS.....	III
LISTE DES FIGURES	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	VIII
RÉSUMÉ	IX
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
0.1 Diversité structurale et biodiversité	1
0.2 Développement des peuplements et diversité structurale	2
0.3 Les coupes et la perte de diversité structurale	4
0.4 Les coupes et la biodiversité.....	6
0.5 Aménagement forestier et diversité structurale	7
0.6 Les coupes du début du XX ^e siècle.....	7
0.7 Problématique	8
0.8 Objectifs et hypothèses	9
CHAPITRE I	
1.1 Résumé	12
1.2 Introduction	13
1.3 Méthodes	16
1.3.1 Aire d'étude	16
1.3.2 Échantillonnage et mesure.....	17
1.3.3 Analyse des données.....	19
1.4 Résultats.....	24
1.4.1 Distinctions structurales	24
1.4.2 La structure vivante	25

1.4.3	La structure morte.....	27
1.4.4	La structure du sous-couvert.....	29
1.4.5	L'âge des peuplements perturbés	31
1.5	Discussion.....	33
1.5.1	La structure des peuplements coupés au début du XX ^e siècle.....	33
1.5.2	Les similitudes structurales	34
1.5.3	Les différences structurales	35
1.5.4	Les coupes du début du XX ^e siècle et les pratiques sylvicoles actuelles	36
1.6	Conclusion	38
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	39
	APPENDICE A	
	MOYENNES \pm ECARTS-TYPES DES INDICES UTILISÉS DANS L'ANALYSE	
	DISCRIMINANTE ET L'ANOVA POUR DECRIRE LA STRUCTURE DES TROIS	
	TYPES DE PEUPELEMENTS ENTRE EUX (POST-COUPES, POST-FEUX ET	
	PRIMAIRE).	41
	APPENDICE B	
	P-VALUE DES 30 INDICES DE STRUCTURE UTILISÉS DANS LES ANALYSES	
	DISCRIMINANTES POUR LES TROIS TYPES DE PEUPELEMENTS (POST-COUPES,	
	POST-FEUX ET PRIMAIRE).....	43
	BIBLIOGRAPHIE	44

LISTE DES FIGURES

Figure	page
1.1	Analyse discriminante de la structure vivante des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires). Seuls les indices significatifs ($P \leq 0,01$) ont été retenus pour la position des 33 transects dans l'espace canonique. Les centroïdes des trois types de peuplements ont des courbes d'isoréponses normales à 50%. 27
1.2	Analyse discriminante de la structure morte des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires). Seuls les indices significatifs ($P \leq 0,01$) ont été retenus pour la position des 33 transects dans l'espace canonique. Les centroïdes des trois types de peuplements ont des courbes d'isoréponses normales à 50%. 29
1.3	Analyse discriminante de la structure du sous-couvert des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires). Seuls les indices significatifs ($P \leq 0,01$) ont été retenus pour la position des 33 transects dans l'espace canonique. Les centroïdes des trois types de peuplements ont des courbes d'isoréponses normales à 50%. 30
1.4	Distribution diamétrale des arbres vivants correspondant aux trois types de peuplements : (a) post-coupes, (b) post-feux, (c) primaires. 32
1.5	Distribution diamétrale des chicots correspondant aux trois types de peuplements : (a) post-coupes, (b) post-feux, (c) primaires. 32
1.6	Distribution diamétrale du bois mort au sol correspondant aux trois types de peuplements : (a) post-coupes, (b) post-feux, (c) primaires. 32

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	page
1.1 Indices développés pour la structure vivante, morte et du sous-couvert.....	22
1.2 Résultats de l'ANOVA avec une structuration des moyennes \pm écarts-types des 12 indices discriminant les trois types de peuplements entre eux (post-coupes, post-feux et primaire) ainsi que l'âge moyen des peuplements (VIN étant l'acronyme pour représenter les peuplements dont on ne connaît pas l'âge de la dernière perturbation).	31

RÉSUMÉ

La diversité structurale caractéristique de vieux peuplements forestiers, tels que des arbres vivants, des chicots et du bois mort au sol de forts diamètres, procure une plus grande variété d'habitats comparativement aux peuplements immatures, prépondérants dans le maintien de la biodiversité. Cependant, la récolte de la matière ligneuse, par la simplification structurale, vient perturber cet équilibre écologique. Toutefois, lors de la première moitié du XX^e siècle, des coupes manuelles ont été effectuées. Contrairement aux coupes sévères, les coupes manuelles de la première moitié du XX^e siècle, comme les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) utilisées actuellement, laissent du bois vivant de dhp inférieur à 9 cm, des chicots et du bois mort au sol, et permettent également de protéger la régénération ainsi que les sols. Ces coupes pourraient permettre aux peuplements d'atteindre une structure diversifiée plus rapidement que les coupes sévères. Mais on connaît très peu l'héritage structural laissé par ces pratiques sylvicoles sur des peuplements arrivés à maturité. Suite à des mesures effectuées sur le terrain dans des peuplements matures, nous avons étudié l'héritage structural laissé par les coupes du début du XX^e siècle. Ces anciennes coupes ressemblant aux CPRS actuelles, cette analyse nous donne également un aperçu de l'évolution de la structure des peuplements coupés récemment. À long terme, on supposait que l'héritage structural laissé par ces coupes aidait les peuplements à retrouver plus rapidement que les peuplements brûlés, où la régénération du peuplement est parfois complètement réduite, une diversité structurale typique des vieux peuplements. Nous avons donc comparé la diversité structurale de peuplements coupés et brûlés au début du XX^e siècle, et ces deux états structuraux ont été comparés à un état structural de référence, les peuplements primaires. Cependant, malgré nos suppositions, l'héritage structural des coupes de la première moitié du XX^e siècle n'est généralement pas différent de celui des peuplements brûlés. En particulier, il n'y a pas de différences en termes d'abondance, de taille et de diversité de bois vivants, de chicots et de bois mort au sol dans ces peuplements. Seuls les gros arbres vivants (dhp > 24 cm) sont réduits par ces coupes. Des arbres résiduels de diamètre moyen auraient permis de générer des arbres de forts diamètres dans ces peuplements arrivés à maturité. Ainsi, contrairement aux pertes structurales que génèrent certaines coupes, les CPRS avec la rétention de quelques arbres de diamètres moyens mettent les peuplements sur la même trajectoire de développement structural que les peuplements brûlés. Cependant, après plus de 80 ans, ni les peuplements issus de feux ni de coupes ne ressemblent aux peuplements primaires. Les plus grandes différences observées entre ces peuplements perturbés (naturellement et par la sylviculture) et primaires sont en termes de bois morts. Même si ces traitements sylvicoles permettent de mettre les peuplements survenant sur des trajectoires de développement similaires aux peuplements perturbés naturellement, les objectifs de production forestière raccourcissent le temps de développement avant la prochaine grande perturbation. Sans interventions supplémentaires, ces peuplements exploités ne ressembleront donc pas aux peuplements primaires.

Mots-clés : Dynamique forestière, structure, peuplements, coupes, feux, primaires.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 Diversité structurale et biodiversité

La structure du peuplement réfère aux aspects physiques de celui-ci, tels que les arbres vivants, les chicots, les arbres morts au sol, la régénération ou encore d'autres végétaux non-arborescents associés (Oliver et Larson, 1990). Par exemple, les arbres vivants peuvent être caractérisés en fonction de la taille, la densité, la surface terrière. Les arbres morts peuvent être quantifiés en termes similaires et peuvent également être caractérisés par leur état de dégradation (Oliver et Larson, 1990). La régénération peut être caractérisée par sa densité et les végétaux non-arborescents, tels que les éricacées, peuvent être caractérisés par leur recouvrement. La diversité structurale est considérée comme la mesure de la présence de ces différents attributs structuraux et de leurs abondances relatives (Smith 1986; McElhinny *et al.*, 2005).

La structure des peuplements, l'agencement et les interrelations de ces différents attributs structuraux sont l'une des principales caractéristiques des écosystèmes forestiers. Les débris ligneux sont particulièrement reconnus pour être reliés au maintien de la diversité biologique (Freedman *et al.*, 1996) et la variabilité de la taille des arbres est généralement considérée comme un élément clé de la diversité structurale (Buongiorno *et al.*, 1994) contribuant à la diversité des micro habitats (Spies et Franklin, 1991). En effet, les propriétés de cette complexité (bois vivant, bois mort, régénération) exercent une influence sur les ressources nutritives disponibles et les conditions d'habitats des espèces animales et végétales (Hansen *et al.*, 1991 ; McComb *et al.*, 1993; Kimmins, 1997; Hunter, 1999; Kuuluvainen, 2002; Perera *et al.*, 2007). La structure du peuplement a donc des implications importantes pour les écosystèmes forestiers, y compris le maintien de l'habitat de la faune et de la flore (Sturtevant *et al.*, 1997; Kolström, 1998; Lee, 1998; Ecke *et al.*, 2002).

La structure de ces peuplements est fonction de la succession forestière et des perturbations naturelles. En affectant la majorité des attributs clés de l'écosystème, les perturbations

primaires telles que les feux constituent un processus clé de la dynamique forestière (Johnson, 1992; Linder *et al.*, 1997; Amiro *et al.*, 2001). Une grande partie de cette forêt étant caractérisée par un cycle de feux plus court que la longévité moyenne des essences dominantes (Heinselman, 1981), on y retrouve majoritairement des peuplements de structure d'âges équiennes dont la structure de taille des arbres est régulière (Johnson, 1992; Oliver et Larson, 1996). Toutefois, certaines régions de la forêt boréale sont soumises à des cycles de feux plus longs, de l'ordre de 200 ans et plus (Heinselman, 1981; Cogbill, 1985; Foster, 1985). Ces longs cycles de feux excèdent souvent la longévité des arbres et permettent ainsi à des peuplements de structure d'âges inéquiennes de se développer, dont la structure de taille des arbres vivants est irrégulière et dont la quantité de chicots et de bois mort au sol est importante (Kneeshaw et Gauthier, 2003).

0.2 Développement des peuplements et diversité structurale

Après une perturbation sévère, une nouvelle génération de semis s'établit rapidement (Oliver et Larson, 1990 ; Franklin *et al.*, 2002). En raison du développement et du chevauchement des cimes de la régénération, le couvert forestier va se fermer (Oliver et Larson, 1990 ; Franklin *et al.*, 2002 ; Harper *et al.*, 2005). Le taux de fermeture de ce peuplement équiennne dépend de la densité de la régénération et de la productivité du site. Lorsque la régénération s'établit lentement ou qu'elle est de faible densité, la fermeture de la canopée peut prendre plusieurs décennies (Oliver et Larson, 1990 ; Franklin *et al.*, 2002 ; Harper *et al.*, 2005).

Après plusieurs années, en raison de la forte compétition, la venue de nouvelle régénération est limitée et plusieurs gaules déjà présentes meurent. En effet, l'auto-éclaircie, due à la pression de compétition pour les différentes ressources dont la lumière, a lieu lorsque la compétition interindividuelle atteint un degré suffisant pour provoquer la mortalité des individus les plus chétifs, favorisant ainsi les individus les plus grands et leur permettant de survivre et de continuer à croître alors que d'autres périssent (Oliver et Larson, 1996; Chen et Popadiouk, 2002). Ainsi, avec le temps, la densité d'arbres vivants dans le peuplement diminue tandis que la taille des arbres augmente (Lee *et al.*, 1997; Delong et Kessler, 2000; Popadiouk *et al.*, 2003). Les peuplements âgés contiennent donc plus de grands arbres que les

peuplements jeunes, et ont ainsi moins d'arbres par unité de surface (DeLong et Kessler, 2000). Le déclenchement de l'auto-éclaircie lègue ainsi des petits chicots et du bois mort au sol de petite taille (Mohler *et al.*, 1978; Heinselman, 1981; Hunter, 1990; Spies, 1990; Fajvan et Seymour, 1993; Kneeshaw et Gauthier, 2003).

Arrivés à maturité, les arbres ayant survécu à l'auto-éclaircie atteignent leur hauteur maximale (Oliver et Larson, 1990 ; Franklin *et al.*, 2002). À ce stade, la régénération peut de nouveau réapparaître. Lors de cette phase de maturation, la mortalité des arbres n'est plus liée à la compétition, mais à des perturbations secondaires et au début de la sénescence des arbres pionniers. Le passage de la mortalité due à la compétition, à des causes de mortalité non compétitives, représente un changement au niveau de la répartition spatiale des arbres morts et vivants. Cette mortalité accélère le développement d'une grande diversité structurale en léguant des chicots et du bois mort au sol de plus grande taille (Heinselman, 1981; Hunter, 1990; Oliver et Larson, 1990 ; Spies, 1990; Fajvan et Seymour, 1993; Franklin *et al.*, 2002 ; Harper *et al.*, 2005).

De par leur âge avancé, les arbres ayant survécu à ces différents stades de développement commencent à mourir. Bien que les processus qui produisent cette diversité structurale aient été actifs au cours du développement du peuplement, son développement est un processus dominant à ce stade. La mortalité des grands arbres génère des chicots et du bois mort au sol de taille plus importante (Oliver et Larson, 1990 ; Franklin *et al.*, 2002 ; Harper *et al.*, 2005). L'influence structurale de ces grands arbres morts s'étend sur plusieurs décennies en raison des gros chicots générés et de leur dégradation lente. Graduellement, la végétation sous-jacente va profiter de ces ouvertures pour croître et remplacer la première cohorte (Vepakomma *et al.*, 2011).

Le peuplement survenant est composé d'arbres de différentes tailles ayant profité des ouvertures de la canopée. De nouveau, les plus gros arbres vont arriver à maturité et mourir plus rapidement que les arbres de petite taille survenus après. Ces arbres vont donc léguer du bois mort et produire une ouverture dans la canopée, permettant aux arbres sous-jacents de se

développer. La diversité structurale caractérise ces vieux peuplements naturels. Elle est composée d'arbres vivants et morts de différentes tailles (Franklin *et al.*, 2002).

Suite à une perturbation sévère, les peuplements évoluent donc d'un peuplement régulier avec des tiges qui sont relativement homogènes en diamètre vers une structure irrégulière avec des arbres et du bois mort de différents diamètres (Linder *et al.*, 1997; Varga et Klinka, 2001; Clark *et al.*, 2003). Par conséquent, la dynamique de ces peuplements implique une évolution de la structure (Oliver et Larson, 1990; De Grandpré *et al.*, 2000; Harper *et al.*, 2002) engendrée par une augmentation de la diversité structurale (Smith *et al.*, 1997; De Grandpré *et al.*, 2000; Bergeron *et al.*, 2001).

0.3 Les coupes et la perte de diversité structurale

Jusqu'à tout récemment, l'aménagement forestier était essentiellement orienté vers la production de fibre et le rendement soutenu. Très peu d'aménagements étaient mis en place afin de considérer l'évolution du peuplement. Mais, plusieurs études ont montré que le fait de ne prendre en considération que les valeurs de production pouvait, à long terme, menacer certains processus écologiques rattachés à la structure du peuplement (Keenan et Kimmins, 1993; McRae *et al.*, 2001 ; Haeussler et Kneeshaw, 2003 ; Claveau *et al.*, 2007). En effet, plusieurs études ont remarqué que la simplification structurale était l'effet le plus évident de des coupes forestières, en particulier dans des peuplements où la variabilité structurale était élevée avant la perturbation, comme dans les vieux peuplements (Swanson et Franklin, 1992).

Comparativement à un feu, les coupes ne laissent aucun semencier, et laissent aussi moins de débris ligneux sur place (Fleming et Freedman, 1998; Niemelä, 1999; McRae *et al.*, 2001; Krankina *et al.*, 2002). En effet, les feux laissent beaucoup de gros chicots, tués lors de l'incendie, tandis que les coupes sévères n'en génèrent que très peu (Pedlar *et al.*, 2002; Rouvinen *et al.*, 2002). Ainsi, dans les peuplements survenant, jeunes, d'âges intermédiaires ou matures, l'abondance et la taille des débris ligneux (chicots et bois mort au sol) sont significativement plus élevées dans les peuplements issus de feux que dans les peuplements

où des coupes sévères ont eu lieu (Covington et Sackett 1992; Fleming et Freedman, 1998; Fridman et Walheim, 2000; Mc Rae *et al.*, 2001 ; Krankina *et al.*, 2002; Pedlar *et al.*, 2002). De même, après un feu dans un vieux peuplement, la répartition de débris ligneux dans les peuplements survenant est présente parmi les petites, moyennes, et grandes classes de diamètre, alors que les débris ligneux des peuplements aménagés sont largement présents dans les classes de petit diamètre (Fridman et Walheim, 2000; Fraver *et al.*, 2002; Pedlar *et al.*, 2002) qui se décomposent alors rapidement (Fraver *et al.*, 2002). Aussi, contrairement aux coupes, la matière organique brûlée par les feux laisse un sol minéral affleurant (Johnson, 1992; Kafka *et al.*, 2001). Les feux génèrent donc une ouverture de la canopée et une perturbation du sol, permettant à une végétation adaptée de survenir (Johnson, 1992; Kafka *et al.*, 2001).

Suite à une perturbation comme les coupes qui ouvrent la canopée sans mise à nu de la matière minérale, la croissance de la végétation en sous-couvert est stimulée par une plus grande disponibilité en lumière (Mallik, 1993; Pelletier, 2007). La régénération en résineux peut donc rentrer en compétition avec d'autres espèces telles que les éricacées, réputées pour nuire à leur croissance. Une autre conséquence des coupes serait donc d'augmenter le recouvrement des éricacées au sein du peuplement, ce qui intensifierait la compétition avec la régénération arbustive de conifère, et plus spécifiquement avec l'épinette noire (*Picea mariana*) (Ruel *et al.*, 2004 ; Hébert *et al.*, 2010). Les arbustes éricacées comme *Kalmia spp.* et *Ledum spp.*, sont réputés pour nuire à la croissance de l'épinette noire par une forte compétition pour les ressources (Hébert *et al.*, 2010). Cette concurrence pourrait entraîner des peuplements productifs en des peuplements improductifs (Hébert *et al.*, 2010). Ces différents effets peuvent persister pendant de nombreuses années, conduisant à un déclin à long terme de la production ligneuse (Ruel *et al.*, 2004 ; Lecomte *et al.*, 2006). Cette production des peuplements aménagés de façon intensive peut être 5 à 10 fois inférieure à celle de peuplements naturels (Farnum *et al.*, 1983).

0.4 Les coupes et la biodiversité

De nombreuses espèces d'arthropodes, de mammifères, de champignons, d'oiseaux, d'amphibiens, de reptiles et de plantes vasculaires nécessitent des habitats avec des caractéristiques de vieux peuplements (Niemelä, 1999; Delong et Kessler, 2000; Edman et Jonsson, 2001; Mosseler *et al.*, 2003). Il y a donc beaucoup d'inquiétude dans le secteur forestier en raison de la perte de vieux peuplements et de ses répercussions sur les espèces qui en dépendent (Niemelä, 1999). 85 espèces d'oiseaux d'Amérique du Nord utilisent des cavités de chicots comme habitat de nidification, et plus de 20 espèces de mammifères les utilisent pour la mise bas (Freedman *et al.*, 1996). À titre d'exemple, la martre d'Amérique (*Martes americana*) préfère les sites où la structure du peuplement est diversifiée, avec de grands arbres, une forte densité de grands chicots, de grands arbres morts au sol, et un habitat convenable subnival pour chercher de petits animaux (Sturtevant *et al.*, 1997; Payer et Harrison, 2003). De même, le garrot d'Islande (*Bucephala islandica*), un canard cavicole dont l'aire de nidification pour la population de l'Est de l'Amérique du Nord est essentiellement située sur la Côte-Nord, dépend de la présence de feuillus morts de gros diamètre (Robert *et al.*, 2000; Vaillancourt, 2007). Cette espèce a d'ailleurs le statut d'espèce susceptible d'être désignée menacée ou vulnérable au Québec en raison de son faible effectif. Beaucoup de ces espèces sont menacées, soulignant la nécessité de protéger les peuplements anciens et donc de gérer les forêts pour favoriser le développement de peuplements anciens dans l'avenir.

En outre, à l'échelle du peuplement, le maintien de bois mort et de gros arbres vivants et morts constitue donc un autre enjeu d'importance. Ces éléments sont des caractéristiques structurales des peuplements qui jouent un rôle prépondérant dans le maintien de la biodiversité (Harmon 1986; Hansen *et al.*, 1991; Hunter 1999; Kuuluvainen, 2002).

0.5 Aménagement forestier et diversité structurale

Au cours des 30 dernières années, l'aménagement forestier a changé considérablement en Amérique du Nord et certaines considérations environnementales font maintenant partie des stratégies mises de l'avant. On prône actuellement l'utilisation de coupes qui préservent la régénération, les petites tiges marchandes, certaines grosses tiges vivantes et mortes. Des études montrent que des traitements sylvicoles, laissant ces attributs structuraux sur place après coupe, pourraient être à la fois bénéfiques à la productivité et au maintien des caractéristiques structurales importantes au maintien de la biodiversité. En effet, le maintien d'une variété de caractéristiques structurales permettrait un retour plus rapide des peuplements aménagés vers une structure diversifiée caractéristique des vieux peuplements (Doyon et Sougavinski 2003; Puettmann *et al.*, 2009).

Toutefois, les études portées sur la conservation d'attributs structuraux après coupe dans le peuplement, jusqu'à présent, ont étudié les différences structurales entre les coupes et les perturbations naturelles seulement quelques années ou décennies après perturbations (Bergeron *et al.*, 1999; Haeussler et Bergeron, 2004 ; Belle Isle et Kneeshaw, 2007; Kneeshaw *et al.*, 2011; Gendreau-Berthiaume *et al.*, 2012; Brais *et al.*, 2013). On connaît donc peu comment ces attributs structuraux sont maintenus longtemps après coupe et surtout comment ces forêts se distinguent de celles issues des perturbations naturelles.

0.6 Les coupes du début du XX^e siècle

Cependant, lors de la première moitié du XX^e siècle, des coupes manuelles ont été pratiquées dans la forêt boréale. Ces coupes étaient effectuées près des cours d'eau afin de faciliter le transport du bois vers les scieries. Les arbres récoltés étaient ébranchés et découpés en tronçons de 120 cm afin d'être écorcés dans une machine à tambour. Seuls ceux de fort diamètre pouvaient supporter cette opération. Aussi, le nombre de branches sur les petits arbres représentait trop de travail d'ébranchage comparativement aux gros arbres avant de passer dans la machine à tambour. Ainsi, les arbres inférieurs à 9 cm de dhp (diamètre à

hauteur de poitrine) étaient laissés sur place (musée de Franquelin, 2013). À l'époque, les espèces recherchées étaient le sapin et l'épinette afin d'alimenter les usines à papier. Les arbres morts et les feuillus, de faibles valeurs commerciales, n'étaient donc pas récoltés (musée de Franquelin, 2013).

L'abattage n'étant pas mécanisé, l'utilisation de machinerie lourde ne se faisait pas encore. L'exploitation était principalement faite à l'aide d'outils manuels (haches et scies) et le transport jusqu'au cours d'eau se faisait par débardage, à l'aide de chevaux durant l'hiver (musée de Franquelin, 2013). Il y avait donc une protection de la régénération préétablie et une perturbation du milieu physique absente en dehors des sentiers de débardage. Ces coupes permettaient de laisser sur place du bois vivant de petite taille, des chicots, et permettaient également de protéger le bois mort debout et au sol ainsi que la régénération et les sols.

Ces pratiques ressemblent aux coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) actuelles. Les CPRS sont des coupes où tous les arbres adultes du peuplement sont récoltés, selon des techniques qui permettent de protéger à la fois la régénération et les jeunes arbres déjà installés ainsi que le sol forestier hors des sentiers de débardage.

0.7 Problématique

On sait que les peuplements s'établissant tout de suite après les coupes sévères s'écartent à divers degrés de ceux générés par une autre perturbation majeure, mais naturelle, les feux de forêt (McRae *et al.*, 2001 ; Haeussler et Kneeshaw, 2003 ; Claveau *et al.*, 2007). Mais, on connaît très peu l'héritage structural laissé par les opérations sylvicoles manuelles sur les peuplements arrivés à maturité. Les différences initiales peuvent s'estomper ou s'agrandir et cela influencera l'effet sur la biodiversité dépendant de la structure forestière. De plus, les coupes du début du XX^e siècle ressemblent aux CPRS d'aujourd'hui. L'étude de l'héritage structural de ces vieilles coupes nous permet donc aussi d'évaluer l'effet des CPRS à long-terme sur la structure des peuplements. À savoir, si celles-ci permettent une fois le peuplement arrivé à maturité, de générer une structure des peuplements similaire à celle survenant après feu. À notre connaissance, aucune étude ne s'est penchée sur les différences

structurales entre les peuplements survenus après feux et les peuplements issus de coupes du début du XX^e siècle arrivées à maturité.

Alors que les peuplements à forte diversité structurale ont toujours été considérés comme des peuplements qui n'ont pas été récoltés (Hendrickson, 2003), nombreux sont ceux qui croient que les peuplements qui ont été récoltés pourraient évoluer rapidement vers des vieux peuplements à forte diversité structurale (Mosseler *et al.*, 2003). En effet, les traitements sylvicoles, par le maintien d'une variété de caractéristiques structurales, pourraient permettre aux peuplements exploités d'atteindre plus rapidement un niveau de complexité structurale similaire à celui observé dans les peuplements anciens avant la coupe (Puettmann *et al.*, 2009) et d'ainsi maintenir la biodiversité associée à ces vieux peuplements. En outre, les méthodes de récolte alternatives, telles que les coupes avec protection de la régénération (CPRS), pourraient permettre aux peuplements d'atteindre une structure diversifiée plus rapidement que les méthodes traditionnelles de récolte (coupe sévère) dans la forêt boréale (Deans *et al.*, 2003). On peut cependant se questionner quant à l'évolution structurale de ces peuplements, par rapport aux peuplements non aménagés issus de perturbations naturelles. Le résultat de cette évolution et de leur convergence avec les peuplements naturels matures n'a pas été testé dans des études de terrain en raison de l'âge trop récent de ces aménagements.

0.8 Objectifs et hypothèses

Le but de cette étude est de voir si les coupes de la première moitié du XX^e siècle ont permis de léguer une structure irrégulière caractéristique des peuplements primaires. Pour ces peuplements arrivés à maturité, on suppose que des différences structurales s'opèrent, mais on s'attend à ce que les caractéristiques structurales des peuplements post-coupes tendent plus vers celles des peuplements primaires comparativement à celles des peuplements post-feux. En effet, à long terme, on suppose que l'héritage structural laissé par ces coupes non mécanisées, constitué de structure vivante comme des tiges de diamètre variable inférieurs à 9 cm de dhp, de structure morte comme des chicots et du bois mort au sol, ou que la

protection de la structure du sous-couvert comme la régénération aiderait le peuplement à retrouver plus rapidement une diversité structurale typique des vieux peuplements comparativement aux peuplements post-feux. Dans cette étude nous voulons donc tester, après 80 ans de développement, si les écarts de structure entre les peuplements coupés au début du XX^e siècle et les peuplements primaires seront plus petits qu'entre ceux des peuplements brûlés et primaires. Plus spécifiquement, nous voulons tester, comparativement aux peuplements primaires, si les coupes de l'époque n'engendrent pas de différences en termes d'abondance, de taille et de diversité de tiges dans la structure vivante, morte et du sous-couvert de leurs peuplements.

De plus, la ressemblance des coupes de la première moitié du XX^e siècle aux CPRS actuelles (prônant la rétention d'attributs structuraux au sein des coupes) permettrait de vérifier le résultat de l'évolution de ces aménagements par des études de terrain sur des peuplements matures.

Un autre objectif serait de voir si après 80 ans la structure des peuplements perturbés ressemble à celle des peuplements primaires. A savoir si des différences structurales persistent entre les peuplements perturbés et primaires.

CHAPITRE I

ARRIVÉ À MATURITÉ, LA STRUCTURE HÉRITÉE DES PEUPLEMENTS
EXPLOITÉS SE RAPPROCHE-T-ELLE PLUS RAPIDEMENT DE LA STRUCTURE DES
PEUPLEMENTS PRIMAIRES COMPARATIVEMENT AUX PEUPLEMENTS BRÛLÉS ?

Armand Resneau¹, Daniel Kneeshaw¹, Louis De Grandpré²

¹Centre d'étude de la forêt, Université du Québec à Montréal, Canada

²Ressources Naturelles du Canada, Service Canadien des Forêts, 1055 du P.E.P.S., Sainte-Foy QC G1V 4C7, Canada

1.1 Résumé

La diversité structurale caractéristique de vieux peuplements forestiers, tels que des arbres vivants, des chicots et du bois mort au sol de forts diamètres, procure une plus grande variété d'habitats comparativement aux peuplements immatures. Cependant, la récolte de la matière ligneuse tend à simplifier la structure forestière. Contrairement aux coupes sévères, les coupes manuelles de la première moitié du XX^e siècle ont laissé du bois vivant, des chicots et du bois mort au sol, et permettaient également de protéger la régénération ainsi que les sols. Suite à des mesures effectuées sur le terrain dans des peuplements matures, nous avons étudié l'héritage structural laissé par les coupes du début du XX^e siècle. Ces anciennes coupes ressemblant aux CPRS actuelles, cette analyse nous donne également un aperçu de l'évolution de la structure des peuplements coupés récemment. À long terme, on supposait que l'héritage structural laissé par ces coupes aidait les peuplements à retrouver plus rapidement que les peuplements brûlés, où la régénération du peuplement est parfois complètement réduite, une diversité structurale typique des vieux peuplements. Cependant, malgré nos suppositions, l'héritage structural des coupes de la première moitié du XX^e siècle n'est généralement pas différent de celui des peuplements brûlés. En particulier, il n'y a pas de différences en termes d'abondance, de taille et de diversité de bois vivants, de chicots et de bois mort au sol dans ces peuplements. Seuls les gros arbres vivants (dhp > 24 cm) sont réduits par ces coupes. Des arbres résiduels de diamètre moyen auraient permis de générer des arbres de forts diamètres dans ces peuplements arrivés à maturité. Ainsi, contrairement aux pertes structurales que génèrent certaines coupes, les CPRS avec la rétention de quelques arbres de diamètres moyens mettent les peuplements sur la même trajectoire de développement structural que les peuplements brûlés. Cependant, après plus de 80 ans, ni les peuplements issus de feux ni de coupes ne ressemblent aux peuplements primaires. Les plus grandes différences observées entre ces peuplements perturbés (naturellement et par la sylviculture) et primaires sont en termes de bois morts. Même si ces traitements sylvicoles permettent de mettre les peuplements survenant sur des trajectoires de développement similaires aux peuplements perturbés naturellement, les objectifs de production forestière raccourcissent le temps de développement avant la prochaine grande perturbation. Sans interventions supplémentaires, ces peuplements exploités ne ressembleront donc pas aux peuplements primaires.

Mots-clés : Dynamique forestière, structure, peuplements, coupes, feux, primaires.

1.2 Introduction

La structure du peuplement réfère aux aspects physiques de celui-ci, tels que les arbres vivants, les chicots, les arbres morts au sol, la régénération ou encore d'autres végétaux non-arborescents associés (Oliver et Larson, 1990). Ces différents aspects physiques peuvent être divisés en trois groupes bien distincts permettant de décrire la structure vivante, la structure morte et la structure du sous-couvert du peuplement. Par exemple, la structure vivante peut être caractérisée par les arbres vivants, eux-mêmes caractérisés par leur taille, leur densité et leur surface terrière. La structure morte peut être caractérisée par les chicots et le bois mort au sol, pouvant être caractérisée en termes similaires que les arbres vivants et pouvant également être caractérisés par leur état de dégradation (Oliver et Larson, 1990). La structure du sous-couvert peut être caractérisée par les jeunes arbres, la régénération ou encore le recouvrement en végétaux non-arborescents comme les éricacées. La diversité structurale est considérée comme la mesure de la présence de ces différents attributs et de leurs abondances relatives (Smith 1986; McElhinny *et al.*, 2005).

La structure des peuplements, l'agencement et les interrelations de ces différents attributs structuraux sont l'une des principales caractéristiques des écosystèmes forestiers. Les débris ligneux sont particulièrement reconnus pour être reliés au maintien de la diversité biologique (Freedman *et al.*, 1996) et la variabilité de la taille des arbres est généralement considérée comme un élément clé de la diversité structurale (Buongiorno *et al.*, 1994) contribuant à la diversité des micro habitats (Spies et Franklin, 1991). En effet, les propriétés de cette complexité (bois vivant, bois mort) exercent une influence sur les ressources nutritives disponibles et les conditions d'habitats des espèces animales et végétales (Hansen *et al.*, 1991 ; McComb *et al.*, 1993; Kimmins, 1997; Hunter, 1999; Kuuluvainen, 2002; Perera *et al.*, 2007). La structure du peuplement a donc des implications importantes pour les écosystèmes forestiers, y compris le maintien de l'habitat de la faune et de la flore (Sturtevant *et al.*, 1997; Kolström, 1998; Lee, 1998; Ecke *et al.*, 2002). De plus, certaines régions de la forêt boréale sont soumises à de longs cycles de feux, de l'ordre de 200 ans et plus (Heinselman, 1981; Cogbill, 1985; Foster, 1985). Ces longs cycles de feux excèdent souvent la longévité des arbres et permettent ainsi à des peuplements de structure d'âges inéquiennes,

dont la structure de taille des arbres est irrégulière, de prendre place (Kneeshaw et Gauthier, 2003).

Jusqu'à tout récemment l'aménagement forestier était essentiellement orienté vers la production de fibre et le rendement soutenu. Très peu d'aménagements étaient mis en place afin de considérer l'évolution du peuplement. Mais plusieurs études ont montré que le fait de ne prendre en considération que les valeurs de production pouvait à long terme menacer certains processus écologiques rattachés à la structure du peuplement (Keenan et Kimmins, 1993; McRae *et al.*, 2001 ; Haeussler et Kneeshaw, 2003 ; Claveau *et al.*, 2007). En effet, plusieurs études ont remarqué que la simplification structurale était l'effet le plus évident de ces coupes, en particulier dans des peuplements où la variabilité structurale était élevée avant la perturbation, comme dans les vieux peuplements (Swanson et Franklin, 1992). Beaucoup de ces effets, tels que la perte d'arbres de fort diamètre, de chicots ou la perturbation de la régénération, entraînaient la modification de la structure vivante et morte (Kuuluvainen, 2002; Haeussler et Kneeshaw 2003; Belle-Isle et Kneeshaw, 2007; Kardynal *et al.*, 2011). La structure du sous-couvert pouvait aussi être entravée par ces coupes en raison d'une plus grande abondance d'éricacées, comme *Kalmia* spp. et *Ledum* spp., réputés pour nuire à la croissance des résineux (Ruel *et al.*, 2004, Hébert *et al.*, 2010). Cette concurrence pourrait entraîner des peuplements productifs en des peuplements improductifs (Farnum *et al.*, 1983 ; Lecomte *et al.*, 2006 ; Hébert *et al.*, 2010).

De nombreuses espèces animales et végétales nécessitent des habitats avec des caractéristiques de vieux peuplements, tels que des arbres vivants, des chicots et du bois mort au sol de forts diamètres (Freedman *et al.*, 1994, 1996 ; Niemelä, 1999; Delong et Kessler, 2000; Edman et Jonsson, 2001; Mosseler *et al.*, 2003). Beaucoup de ces espèces sont menacées, soulignant la nécessité de protéger les peuplements anciens et donc de gérer les forêts pour favoriser le développement de peuplements anciens dans l'avenir.

En outre, à l'échelle du peuplement, le maintien de bois mort et de gros arbres vivants et morts constitue donc un autre enjeu d'importance. Ces éléments sont des caractéristiques structurales des peuplements qui jouent un rôle prépondérant dans le maintien de la biodiversité (Harmon 1986; Hansen *et al.*, 1991; Hunter 1999; Kuuluvainen, 2002).

Le maintien d'une variété de caractéristiques structurales permettrait un retour plus rapide des peuplements aménagés vers une structure diversifiée caractéristique des vieux peuplements (Doyon et Sougavinski 2003; Puettmann *et al.*, 2009). Cependant, les études ayant portées sur le maintien d'attributs structuraux après coupe dans le peuplement, jusqu'à présent, ont étudié les différences structurales entre les coupes et les perturbations naturelles seulement quelques années après perturbations (Bergeron *et al.*, 1999; Haeussler et Bergeron, 2004 ; Belle Isle et Kneeshaw, 2007; Kneeshaw *et al.*, 2011; Gendreau-Berthiaume *et al.*, 2012; Brais *et al.*, 2013). Une comparaison à plus long terme serait nécessaire pour valider ces suppositions, à savoir si la structure qui se développe après ces coupes ressemble ou s'écarte des peuplements perturbés naturellement et en quoi la structure après ces deux perturbations ressemble à celle des forêts primaires. En d'autres termes, nous ne connaissons pas le devenir de la structure de ces peuplements 80 ans après, soit l'âge environnant la révolution forestière.

Lors de la première moitié du XX^e siècle, des coupes manuelles ont été effectuées. Ces coupes permettaient de laisser de la structure vivante, morte et du sous couvert sur place tout en préservant les sols. Ainsi, on suppose que ces peuplements coupés au début du XX^e siècle, ressemblant aux coupes avec protection et de la régénération et des sols (CPRS) actuelles, permettent de développer une diversité structurale typique des peuplements primaires plus rapidement. Plusieurs études avancent l'hypothèse que des coupes laissant du bois sur place pourraient permettre aux peuplements d'atteindre une structure diversifiée plus rapidement que les méthodes traditionnelles de récolte (coupe sévère) dans la forêt boréale (Deans *et al.*, 2003). Mais ces méthodes de coupe relativement récentes soulèvent d'importantes questions quant à l'évolution structurale de ces peuplements, par rapport aux peuplements non aménagés issus de perturbations naturelles. Le résultat de cette évolution et de leur convergence avec les peuplements naturels matures n'a pas été testé dans des études de terrain en raison de l'âge trop récent de ces aménagements.

Le but de cette étude est de voir si les coupes de la première moitié du XX^e siècle ont permis de léguer une structure irrégulière caractéristique des peuplements primaires. Pour ces peuplements arrivés à maturités, on suppose que des différences structurales s'opèrent, mais

on s'attend à ce que les caractéristiques structurales des peuplements post-coupes tendent plus vers celles des peuplements primaires comparativement à celles des peuplements post-feux. En effet, à long terme, on suppose que l'héritage structural laissé par ces coupes non mécanisées, constitué de structure vivante comme des tiges de diamètre variable inférieurs à 9 cm de dhp, de structure morte comme des chicots et du bois mort au sol, ou que la protection de la structure du sous-couvert comme la régénération aiderait le peuplement à retrouver rapidement une diversité structurale typique des vieux peuplements. Dans cette étude nous voulons donc tester, après 80 ans de développement, si les écarts de structure des peuplements coupés au début du XX^e siècle et des peuplements primaires seront plus petits qu'entre ceux des peuplements brûlés et primaires. Plus spécifiquement, nous voulons tester, comparativement aux peuplements primaires, si les coupes de l'époque n'engendrent pas de différences en termes d'abondance, de taille et de diversité de tiges dans la structure vivante, morte et du sous-couvert de leurs peuplements après 80 ans.

De plus, la similitude des coupes de la première moitié du XX^e siècle aux pratiques sylvicoles actuelles (prônant la rétention d'attributs structuraux au sein des coupes) permettrait de vérifier le résultat de l'évolution de ces aménagements par des études de terrain sur des peuplements matures.

1.3 Méthodes

1.3.1 Aire d'étude

Les données ont été recueillies dans le nord-est du Québec, sur la Côte-Nord. La région étudiée située dans la forêt boréale de l'est (49°20'-67°63'N ; 50°16'-68°30'O) est assujettie à de longs cycles de feux compris entre 270 et 500 ans ou plus (Gauthier *et al.*, 2001; Bouchard *et al.*, 2008). Ainsi, le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) tolérant à l'ombre et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) pouvant survenir après feu, sont les espèces prédominantes (Rowe, 1972). L'ensemble de ce territoire est caractérisé par un climat maritime dans lequel les précipitations annuelles moyennes varient entre 950 et 1 130 mm et la température moyenne annuelle se situe entre -5 et +1,8 °C; dictant ainsi la saison de

croissance végétale, avec une moyenne de 170 jours par an. Le relief régional est composé de collines, de hautes collines et de monts, avec une altitude dépassant 600 m par endroits, et les dépôts de tills y sont nettement dominants (Robitaille et Saucier, 1998).

1.3.2 Échantillonnage et mesure

Les sites ont été sélectionnés sur des territoires coupés entre 1925 et 1940. À cette époque, la structure vivante telle que les arbres inférieurs à 9 cm de dhp vivants et les feuillus vivants de faibles valeurs commerciales, ainsi que la structure morte telle que les arbres morts debout et au sol, n'étaient pas récoltés (musée de Franquelin, 2013). L'abattage n'étant pas mécanisé, l'utilisation de machinerie lourde ne se faisait pas encore. L'exploitation était faite durant l'hiver, à l'aide d'outils manuels (haches et scies) et le transport se faisait par débardage à l'aide de chevaux (musée de Franquelin, 2013). Il y avait donc une protection de la structure du sous-couvert au travers de la régénération et une perturbation du milieu physique absente en dehors des chemins de débardage. Une autre partie des sites a été sélectionnée sur des territoires qui ont brûlé en 1896 et 1924, brûlant respectivement 215 et 62 km². L'âge des feux a été sélectionné en raison de l'accessibilité des sites. Après un feu, la végétation repart de zéro tandis qu'après les coupes du début du XX^e siècle, la végétation préétablie a conféré au peuplement un certain âge (qui sera vérifiée par du carottage). Ainsi, malgré une différence d'âge de perturbation moyen de 23 ans, l'âge des arbres dans ces peuplements sera relativement similaire. La structure des peuplements sera donc comparée selon l'âge du peuplement et non selon l'âge de la perturbation. Les derniers sites sélectionnés se situent sur des territoires dont on ne connaît pas la dernière perturbation; caractéristique des peuplements matures à forte diversité structurale. Ces peuplements primaires ont donc été pris comme état de référence.

Seuls les sites de résineux contenant principalement du sapin et/ou de l'épinette noire ont été sélectionnés pour notre étude. Les sites ont la caractéristique commune d'être occupées par ces résineux sur 75% et plus de leur surface terrière. La proportion de sapin ou d'épinette

dans les peuplements n'a pas été prise en compte en raison du nombre trop important de sites qu'il aurait fallu échantillonner afin d'avoir une solidité statistique suffisante.

Les sites ont été sélectionnés à partir de cartes écoforestières, issues de l'inventaire du troisième programme décennal recueilli par le Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRNQ) de 1990 à 2001, pour s'assurer que les peuplements (à l'échelle de la carte) comportaient bien plus de 75% de leur surface terrière en résineux et qu'ils étaient bien répartis sur les trois types de perturbations. Une reconnaissance sur le terrain a été faite pour vérifier la représentativité des sites. Les relevés ont été effectués dans des peuplements accessibles; les peuplements situés sur des pentes de plus de 40% n'ont pas été échantillonnés.

Les relevés ont été réalisés dans des transects rectangulaires de 100 m par 30 m. Onze transects ont été échantillonnés dans les peuplements post-coupes, 11 dans les peuplements post-feux et 13 dans les peuplements primaires; totalisant ainsi 35 transects. Dans chacun de ces transects, la présence et l'abondance relative des attributs clés présentes dans les trois groupes de structures (vivante, morte et du sous-couvert), définis par la littérature comme importants pour la diversité structurale, ont été relevées. Ces attributs clés sont: la densité et la surface terrière des arbres vivants, morts debout et au sol (afin de rendre compte de la quantité de tiges et de leur volume dans le peuplement); la décomposition du bois mort debout et au sol (dans le but de caractériser leur état de décomposition); la distribution diamétrale des arbres (pour représenter la répartition des arbres dans les différentes classes diamétrales); la répartition spatiale des arbres (afin de représenter l'agencement spatial des arbres entre eux); l'indice de surface foliaire des arbres (afin de rendre compte de la quantité de lumière transmise dans le sous-couvert); la densité et la surface terrière des gaules (pour quantifier la quantité et le volume de jeunes tiges inférieures ou égales à 9 cm de dhp dans le peuplement); la densité de régénération en sapin et en épinette compris entre 10 cm et 1,33 m (afin de rendre compte de la quantité d'individus pouvant survenir dans le peuplement) et le recouvrement en éricacées et en feuillus (dans le but de rendre compte de la compétition pouvant intervenir avec la régénération en sapin et en épinette) (Tableau 1.1).

Ainsi, à l'intérieur de chacun des transects, les arbres vivants et morts ont été cartographiés, le diamètre à hauteur de poitrine (dhp) de chaque arbre de plus de 9 cm de dhp a été mesuré (pour les arbres morts au sol, la hauteur de poitrine a été déterminé en additionnant la hauteur de la souche à la longueur nécessaire de la portion d'arbre au sol), son espèce a été notée ainsi que son état de dégradation selon Imbeau et Derochers (2002) et Hunter. Les arbres de 9 cm de dhp et moins (gaules) ont été inventoriés dans un sous transect rectangulaire de 200 m² situé au centre de chaque transect. À l'intérieur de chacun de ces sous transects, le dhp de chaque gaule a été mesuré et son espèce a été notée. Le recouvrement en éricacées et en feuillus a été relevé dans 11 quadras de 4 m² disposés tous les 10 m dans chacun des transects. Dans ces mêmes quadras, la régénération en sapin et en épinette inférieure à 1,33 m a été dénombrée et des photos hémisphériques ont été prises afin de mesurer l'indice de surface foliaire des arbres (Bréda, 1999; Ligot et Mackels 2011). Ensuite, les photos ont été analysées avec Gap Light Analyzer (GLA) qui a permis le seuillage et le traitement des photographies. Le résultat a permis de calculer un indice de structure de la canopée : l'indice foliaire ou LAI (Leaf Area Index). Aussi, pour chaque peuplement post-coupe et post-feu, les 3 plus gros arbres ainsi que deux arbres pris aléatoirement dans la strate dominante du peuplement ont été carottés en moyenne entre 20 et 40 cm du sol en raison du carotteur, des contraintes de terrain ou de la qualité de l'arbre, à savoir si sa base était abimée. Ces carottes nous ont permis d'avoir l'âge moyen de la strate dominante du peuplement. Cependant, les carottes ne pouvant pas être prise directement à la base, les premières années de vie de l'arbre n'ont pas pu être comptabilisées. Ainsi, la moyenne d'âge des arbres est sous-estimée.

1.3.3 Analyse des données

Les attributs clés relevés sur le terrain ont donc été divisés en trois catégories afin de décrire trois groupes structuraux bien distincts : la structure vivante, la structure morte et la structure du sous-couvert. La structure du sous-couvert regroupe la régénération en sapin et en épinette, le recouvrement en éricacées et en feuillus, ainsi que les gaules. Ces relevés ont

permis d'utiliser des indices structuraux (Tableau 1.1), communément employés pour décrire et caractériser la diversité structurale des peuplements, par site et par groupes.

1.3.3.1 La structure

La structure vivante

Pour la structure vivante, l'indice de surface foliaire a été développé à partir d'analyse de photos hémisphériques (Bréda, 1999; Ligot et Mackels 2011). Il permet d'exprimer la projection horizontale de la canopée du peuplement par unité de surface de sol dans le but de rendre compte de l'influence de la perturbation sur la lumière transmise dans le sous-couvert. Pour les arbres vivants, des indices ont été utilisés, tels que la moyenne de dhp, la densité, la surface terrière ainsi que l'indice d'agrégation de Clark et Evans afin de décrire l'agrégation des arbres entre eux et de rendre compte de la répartition spatiale des arbres dans le peuplement (Clark et Evans, 1954), et qui est égal à :

$$CE = \frac{\overline{r_{obs}}}{r_{aléa}} \quad \text{avec} \quad R_{aléa} = \frac{1}{\sqrt{n/s}}$$

où $\overline{r_{obs}}$ est la distance moyenne au premier arbre et S la surface de la placette.

Toujours pour la structure vivante, trois indices ont été utilisés afin de décrire la distribution diamétrale des arbres. Les indices utilisés sont : l'indice de diversité de Shannon qui indique la façon dont les arbres sont répartis entre les différentes classes de dhp (Scherrer 1984) et qui est égal à :

$$H' = -\sum P_{cl} * \ln(P_{cl})$$

où P_{cl} est la proportion relative d'arbres dans chacune des classes de dhp observées; le coefficient de variation (C_v) qui est aussi utilisé comme indicateur de la diversité des diamètres (Zingg *et al.*, 2007) et qui est égal à :

$$C_v = \frac{\sigma}{\text{dhp moyen}}$$

Où σ est l'écart type et est égal à $\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (dhp_i - dhp_{moyen})^2}{n}}$

Et le coefficient d'asymétrie qui s'avère utile pour discriminer les peuplements réguliers des autres peuplements irréguliers (Zing *et al.*, 2007) et qui est égal à :

$$Sk = ((\sum (dhp_i - dhp_{moyen})^3) / (n - 1)) / \sigma^3$$

La structure morte

Pour les arbres morts debout et au sol, en plus de la moyenne de décomposition, les mêmes indices que pour les arbres vivants ont été utilisés. La décomposition des arbres morts a été inventoriée grâce à des classes qualitatives. Une moyenne de ces classes à ensuite était faite afin d'estimer l'état de dégradation moyen des arbres morts.

La structure du sous-couvert

Pour la structure du sous-couvert, la densité, la surface terrière ainsi que la moyenne de dhp des gaules a aussi été utilisé. De même, la densité de régénération en épinette et en sapin ainsi que le recouvrement moyen en éricacées et en feuillu ont été calculés.

Tableau 1.1 Indices développés pour la structure vivante, morte et du sous-couvert.

arbres vivants
densité (nb tiges/ha)
dhp moyen (cm, à 1,33 m de hauteur)
surface terrière (m ² /ha)
indice de diversité de Shannon*
coefficient de variation*
indice d'asymétrie*
indice de Clark et Evans*
indice de surface foliaire*
arbres morts
densité de chicots (nb tiges/ha)
densité de bois mort au sol (nb tiges/ha)
dhp moyen chicots (cm, à 1,33 m de hauteur)
dhp moyen du bois mort au sol (cm, à 1,33 m de la souche)
surface terrière chicots (m ² /ha)
surface terrière du bois mort au sol (m ² /ha)
indice de Shannon chicots*
indice de Shannon du bois mort au sol*
coefficient de variation chicots*
coefficient de variation du bois mort au sol*
indice d'asymétrie chicots*
indice d'asymétrie du bois mort au sol*
indice de Clark et Evans chicots*
indice de Clark et Evans du bois mort au sol*
décomposition moyenne des chicots basée selon la classification d'Imbeau et Derochers (2002)
décomposition moyenne du bois mort au sol basée selon la classification selon Hunter
végétation du sous-couvert
densité gaules (nb tiges/ha)
surface terrière gaules (m ² /ha)
dhp moyen gaules (cm, à 1,33 m de hauteur)
densité régénération (nb tiges/ha)
recouvrement feuillus (%)
recouvrement éricacées (%)

Les indices et coefficients suivis par un astérisque (*) sont décrits dans le texte.

1.3.3.2 Analyses

Dans un premier temps, des analyses discriminantes ont été utilisées afin de voir si les caractéristiques structurales des peuplements post-coupes tendaient plus vers ceux des peuplements primaires comparativement aux peuplements post-feux. Trois analyses discriminantes distinctes ont donc été utilisées pour décrire séparément la structure formée par les arbres vivants, les arbres morts et la végétation du sous-couvert. Ces analyses ont été choisies afin de voir si les structures des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires) se distinguaient les uns des autres à partir des indices utilisés (Tableau 1.1). Par l'interprétation des axes factoriels, c'est-à-dire des combinaisons linéaires des indices structuraux, nous avons identifié les indices qui permettent de bien caractériser les trois types de peuplements. Les analyses discriminantes sont passées par une étape de sélection des indices où seuls les indices qui se sont révélés très significatifs ($P \leq 0,01$), quant à leur discrimination des peuplements, ont été retenus.

Ensuite, des analyses de variances (ANOVA) ($P \leq 0,05$) auxquelles on a appliqué des tests de Tukey (HSD), ont été utilisées pour tester les différences d'attributs structuraux entre les trois types de peuplements. Ces analyses de variances ont donc permis d'identifier les attributs structuraux caractéristiques des peuplements post-coupe, post-feux et primaires présents dans la structure vivante, morte et du sous-couvert de ces peuplements. Ce sont des analyses de la variance à une dimension (one-way ANOVA) qui sont répétées pour chaque indice sélectionné par les analyses discriminantes; le facteur fixe était donc le type de peuplement et la variable réponse correspondait donc à un indice de structure.

1.4 Résultats

1.4.1 Distinctions structurales

On observe une discrimination des types de peuplements selon la structure vivante, la structure du sous-couvert et d'autant plus selon la structure morte (Figure 1.1, 1.2, 1.3). En effet, la combinaison d'indices utilisée pour la structure morte permet de distinguer le plus nettement les trois types de peuplements entre eux. Celle utilisée pour la structure vivante permet aussi de distinguer les trois types de peuplements entre eux, mais les différences observées sont moins importantes. Tandis que celle utilisée pour la structure du sous-couvert (Figure 1.3) permet à peine de distinguer les trois types de peuplements entre eux.

Pour chacune de ces structures (vivante, morte et du sous-couvert) les peuplements post-coupes se rapprochent plus des peuplements post-feux que des peuplements primaires (Figure 1.1, 1.2, 1.3). En effet, le premier axe canonique des analyses discriminantes est l'axe expliquant le plus de variation entre les différents peuplements (Figure 1.1, 1.2, 1.3). Selon cet axe les peuplements primaires se distinguent des peuplements perturbés (post-coupes et post-feux). Cette observation peut être faite pour les trois types de structures évaluées, mais elle est d'autant plus marquée pour la structure morte. Les analyses discriminantes montrent donc clairement que les peuplements primaires ont des structures différentes des peuplements perturbés (Figure 1.1, 1.2, 1.3). De plus, lorsqu'on évalue les différences entre les indices un à un dans les trois types de peuplements, nous observons que 12 indices sur les 14 considérés permettent aux peuplements post-coupes de ressembler aux peuplements post-feux (Tableau 1.2.). De la même manière, ces indices permettent de différencier les peuplements perturbés des peuplements primaires. Autrement dit, les peuplements post-coupes et post-feux se ressemblent et divergent des peuplements primaires.

Ce n'est que sur le deuxième axe canonique que l'on peut discriminer clairement les peuplements perturbés entre eux (Figure 1.1, 1.2, 1.3). Et si l'on évalue les différences entre les indices un à un dans les trois types de peuplements, nous observons que seuls les indices de surface foliaire et d'asymétrie des arbres vivants sont différents entre les peuplements coupés et brûlés et dans ces deux cas, les indices sont similaires entre les peuplements post-feux et les forêts primaires (Tableau 1.2.).

Malgré le fait que les peuplements primaires se distinguent des deux peuplements perturbés, certains indices évalués ne sont pas différents entre les peuplements post-feux ou post-coupes et les peuplements primaires. La densité d'arbres vivants, l'indice de diversité de Shannon des chicots et l'indice d'asymétrie du bois mort au sol ne diffèrent pas entre les peuplements post-feux et les peuplements primaires et ni entre les peuplements post-feux et post-coupes (Tableau 1.2.). De même, la décomposition moyenne des chicots et le recouvrement moyen en feuillu ne diffèrent pas entre des peuplements post-coupes et primaires et ni entre les peuplements post-coupes et post-feux (Tableau 1.2.).

1.4.2 La structure vivante

Parmi les huit indices utilisés dans l'analyse discriminante pour la structure vivante (Tableau 1.1), les cinq suivants permettent de discriminer les trois types de peuplements entre eux ($P \leq 0,01$) : la densité d'arbres vivants, l'indice de surface foliaire, l'indice d'asymétrie des arbres vivants, la surface terrière des arbres vivants et l'indice d'agrégation de Clark et Evans (Figure 1.1). Avec la combinaison de ces indices, on remarque que la structure vivante des peuplements post-coupes et post-feux se ressemble (Figure 1.1.) et que ces deux peuplements perturbés se distinguent des peuplements primaires. Pour la structure vivante, les peuplements post-feux sont intermédiaires aux peuplements primaires et post-coupes.

Parmi ces indices, les valeurs de l'indice d'asymétrie des arbres vivants et de l'indice de surface foliaire sont différentes entre les peuplements post-coupes et les peuplements naturels (post-feux et primaires) (Tableau 1.2). Ces deux indices sont plus élevés dans les peuplements post-coupes que dans les peuplements naturels. Ce coefficient d'asymétrie élevé indique que les arbres de petit diamètre sont nettement plus représentés que les arbres de fort diamètre dans les peuplements post-coupes que dans les peuplements naturels. En effet, les peuplements post-coupes ont 97% de leurs arbres inférieurs à 24 cm de dhp contre 32 cm de dhp chez les peuplements naturels (Figure 1.4). La forme de la distribution diamétrale des arbres des peuplements post-feux et primaires est donc similaire. Malgré les différences de

taille, les arbres des peuplements post-coupes et naturels suivent tous deux une distribution diamétrale de type « j » inversé, où l'amplitude de valeurs diamétrales est beaucoup plus étroite pour les peuplements post-coupes que pour les peuplements naturels (Figure 1.4).

Concernant les autres indices, la densité d'arbres est presque deux fois plus élevée dans les peuplements post-coupes que dans les peuplements primaires (Tableau 1.2). Cependant, la densité d'arbres dans les peuplements post-feu n'est pas significativement différente de ces deux derniers peuplements (Tableau 1.2). À cause de la plus forte densité d'arbres dans les peuplements post-coupes, on peut supposer que la quantité de lumière interceptée par la canopée est plus importante, ce qui expliquerait la valeur élevée de l'indice de surface foliaire (Tableau 1.2).

Les valeurs de la surface terrière et de l'indice d'agrégation de Clark et Evans sont différentes entre les peuplements primaires et les peuplements perturbés (post-coupes et post-feux) (Tableau 1.2). En effet, la surface terrière des peuplements primaires est inférieure à celle des peuplements perturbés (Tableau 1.2). Contrairement à ce qu'on aurait pu attendre, l'indice d'agrégation de Clark et Evans est plus élevé dans les peuplements primaires (Tableau 1.2). En effet, un indice élevé suggère que les arbres dans les peuplements primaires ne sont pas agrégés, tandis que la répartition des arbres dans les peuplements perturbés tend à être plus agrégée.

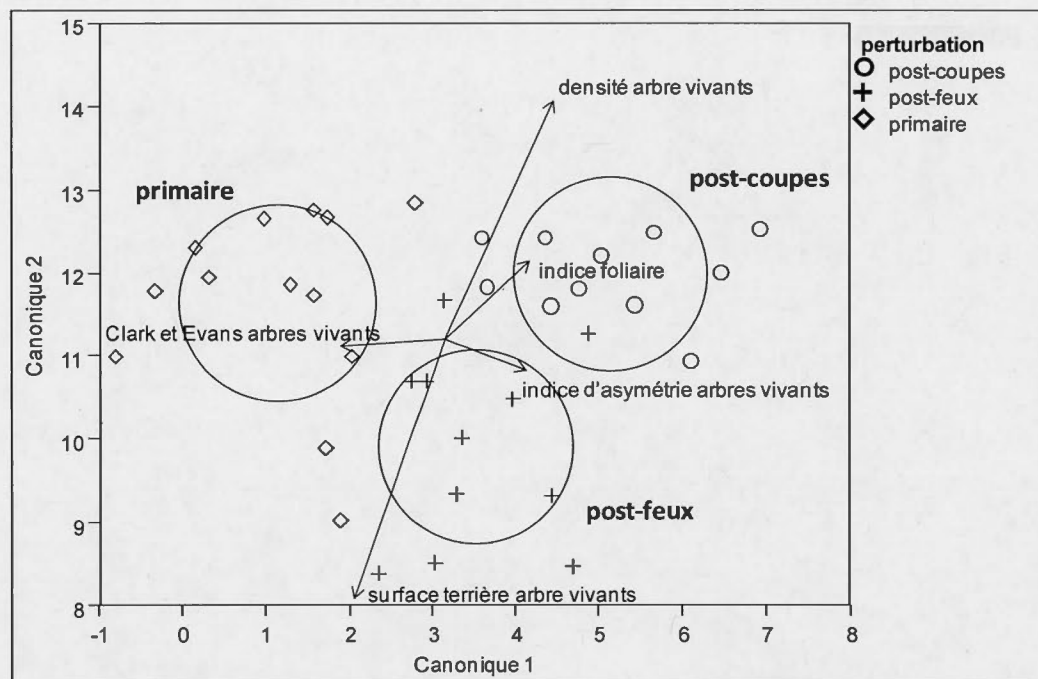


Figure 1.1 Analyse discriminante de la structure vivante des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires). Seuls les indices significatifs ($P \leq 0,01$) ont été retenus pour la position des 33 transects dans l'espace canonique. Les centroïdes des trois types de peuplements ont des courbes d'isoréponses normales à 50%.

1.4.3 La structure morte

Parmi les seize indices utilisés dans l'analyse discriminante pour la structure morte (Tableau 1.1), les sept suivants permettent de discriminer les trois types de peuplements entre eux ($P \leq 0,01$) : les indices de Shannon des chicots et du bois mort au sol, le dhp moyen des chicots et du bois mort au sol, l'indice d'asymétrie du bois mort au sol, la surface terrière du bois mort au sol et la décomposition moyenne des chicots (Figure 1.2). Avec la combinaison de ces indices, on remarque, selon le premier axe canonique, que la structure morte des peuplements primaires se différencie de celle des peuplements perturbés (post-coupes et post-feux) (Figure 1.2.). La distinction entre les peuplements primaires et les peuplements post-perturbation est nettement plus importante que celle observée précédemment pour la structure vivante.

Parmi les indices évalués, l'indice de diversité de Shannon des chicots et l'indice d'asymétrie du bois mort au sol révèlent des valeurs significativement différentes entre les peuplements post-coupes et primaires (Tableau 1.2). Cependant, les valeurs de ces indices ne sont pas significativement différentes des peuplements post-feux (Tableau 1.2). Ainsi, l'indice de diversité de Shannon, plus élevé dans les peuplements primaires (Tableau 1.2), indique que l'éventail de taille des chicots est plus important dans les peuplements primaires que dans les peuplements post-feux, lui-même plus important que dans les peuplements post-coupes. Ceci est supporté par la Figure 1.5, qui indique que le dhp maximal est atteint à 54 cm dans les peuplements primaires contre 49 cm chez les peuplements post-feux et 42 cm dans les peuplements post-coupes.

En ce qui concerne l'indice d'asymétrie du bois mort au sol, il permet de différencier les peuplements post-coupes des peuplements primaires (Figure 1.2.). L'indice d'asymétrie du bois mort au sol, plus important dans les peuplements post-coupes (Tableau 1.2), indique que le bois mort au sol de petit diamètre est plus représenté que celui de fort diamètre dans les peuplements post-coupes que dans les peuplements post-feux qui ont eux-mêmes du bois mort au sol de petits diamètres plus représentés que dans les peuplements primaires. Ceci est supporté par la Figure 1.6, où les peuplements post-coupes ont 97% de leurs arbres inférieurs à 28 cm de dhp contre 33 cm de dhp chez les peuplements post-feux et 39 cm de dhp chez les peuplements primaires.

Les valeurs des indices suivants sont similaires entre les peuplements post-coupes et post-feux: le dhp moyen des chicots et du bois mort au sol, l'indice de diversité diamétrale du bois mort au sol et la surface terrière du bois mort au sol (Tableau 1.2). Les valeurs de ces indices sont différentes entre les peuplements perturbés et primaires. Ainsi, la surface terrière du bois mort au sol, la taille moyenne du bois mort au sol et la taille moyenne des chicots sont plus importantes dans les peuplements primaires que dans les peuplements perturbés (Tableau 1.2). En plus de la taille de bois mort plus élevée dans les peuplements primaires, l'éventail de taille du bois mort au sol est aussi plus important dans ces peuplements (Tableau 1.2). Ceci est supporté par la Figure 1.6, où les peuplements primaires ont une distribution diamétrale de type unimodale avec une amplitude de valeurs plus importante que les peuplements perturbés qui ont une distribution diamétrale de type « j » inversé.

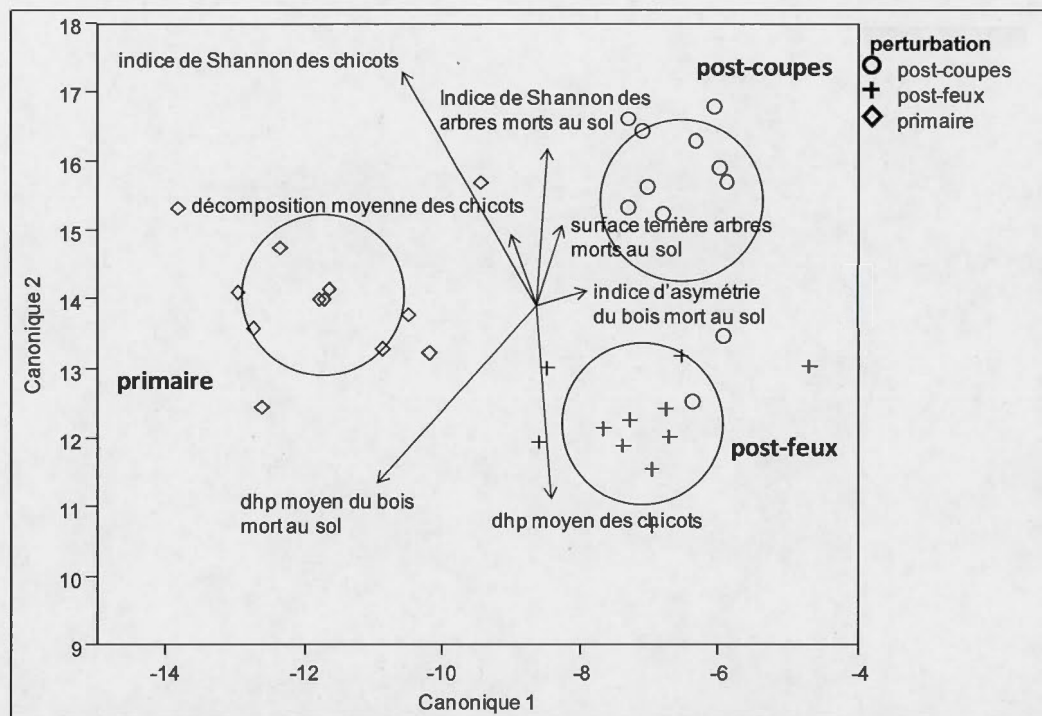


Figure 1.2 Analyse discriminante de la structure morte des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires). Seuls les indices significatifs ($P \leq 0,01$) ont été retenus pour la position des 33 transects dans l'espace canonique. Les centroïdes des trois types de peuplements ont des courbes d'isoréponses normales à 50%.

1.4.4 La structure du sous-couvert

Parmi les six indices testés pour la structure du sous-couvert (Tableau 1.1), les deux suivant permettent de distinguer les peuplements perturbés des peuplements primaires ($P \leq 0,01$) : le recouvrement en feuillu et la densité de régénération (Figure 1.3).

La valeur de la densité de régénération est similaire dans les peuplements post-coupes et post-feux et est inférieure aux peuplements primaires (Tableau 1.2). Tandis que le recouvrement en feuillu des peuplements post-coupes à des valeurs intermédiaires aux peuplements primaires, où le recouvrement est le plus important, et aux peuplements post-

feux, où le recouvrement est le plus faible. Cependant, malgré les différences statistiques, dans tous les peuplements le recouvrement en feuillus est en dessous de 5% et leurs écarts type sont relativement élevés. La différence statistique observée n'est donc probablement pas écologique.

Il est aussi important de noter que la densité de gaules et le recouvrement en éricacées, ne ressortant pas dans ces différentes analyses, ne permettent donc pas de distinguer et de différencier les trois types de peuplements entre eux. Concernant ces indices il n'y a donc pas de différences significatives entre ces trois types de peuplements.

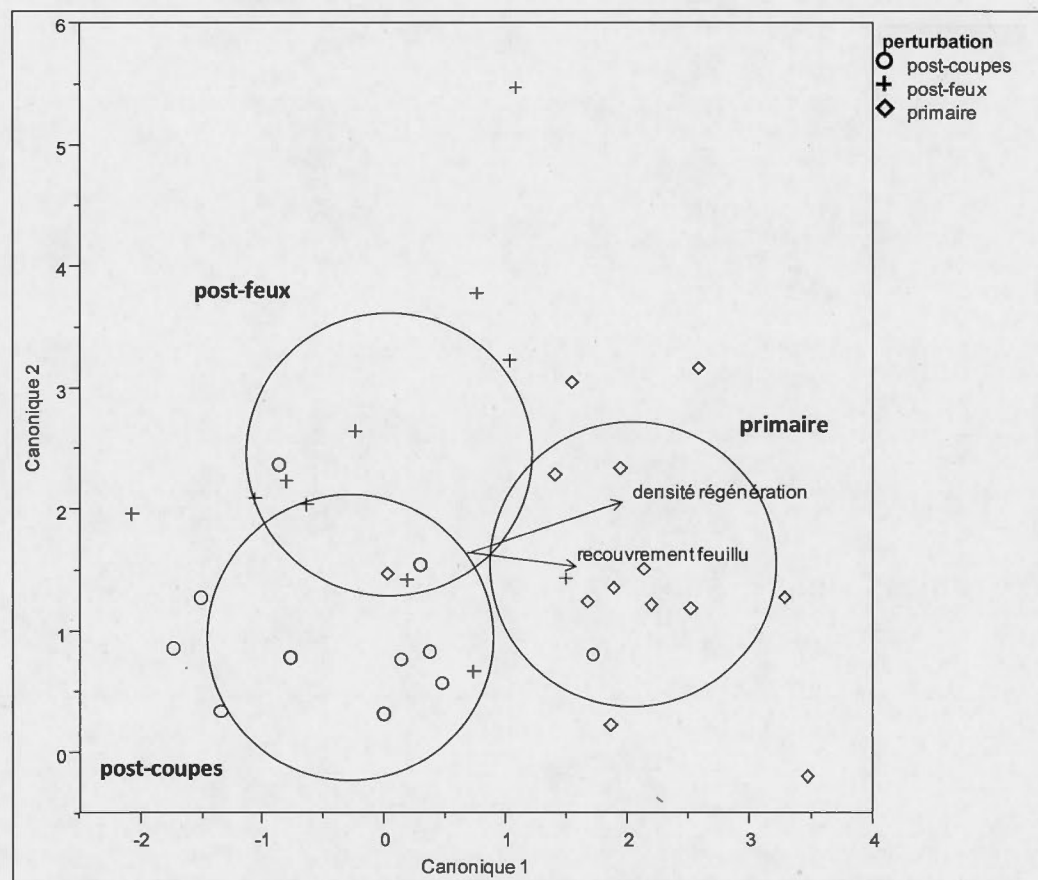


Figure 1.3 Analyse discriminante de la structure du sous-couvert des trois types de peuplements (post-coupes, post-feux et primaires). Seuls les indices significatifs ($P \leq 0,01$) ont été retenus pour la position des 33 transects dans l'espace canonique. Les centroïdes des trois types de peuplements ont des courbes d'isoréponses normales à 50%.

1.4.5 L'âge des peuplements perturbés

L'âge moyen de la strate dominante des peuplements post-feux, calculé à partir de carottes d'arbres, est en moyenne âgée de 17 ans de plus que celle des peuplements post-coupes (Tableau 1.2). Ainsi, malgré une différence d'âge moyen de perturbation d'environ 23 ans, la différence d'âge moyen des strates dominantes des peuplements perturbés n'est que de 17 ans, possiblement en raison de la régénération pré-établie dans les forêts coupées. Mais, la régénération pré-établie ne devait pas être d'un âge suffisamment avancée pour permettre d'obtenir des peuplements coupés plus âgés.

Tableau 1.2 Résultats de l'ANOVA avec une structuration des moyennes \pm écarts-types des 12 indices discriminant les trois types de peuplements entre eux (post-coupes, post-feux et primaire) ainsi que l'âge moyen des peuplements (VIN étant l'acronyme pour représenter les peuplements dont on ne connaît pas l'âge de la dernière perturbation).

Indices	post-coupes	post-feux	primaires
Indice de surface foliaire	2,15 \pm -0,14A	1,83 \pm -0,25B	1,61 \pm -0,29B
indice d'asymétrie arbres vivants	1,22 \pm -0,25A	0,88 \pm -0,33B	0,70 \pm -0,32B
décomposition moyenne chicots	5,9 \pm -0,5AB	5,6 \pm -0,4B	6,2 \pm -0,3A
recouvrement feuillu (%)	2,1 \pm -1,9AB	0,66 \pm -1B	4,9 \pm -4,5A
densité arbres vivants (nb/ha)	1602 \pm -558A	1290 \pm -459AB	865 \pm -218B
indice de Shannon des chicots	1,63 \pm -0,63B	1,87 \pm -0,41AB	2,3 \pm -0,19A
indice d'asymétrie du bois mort au sol	1,22 \pm -0,42A	0,84 \pm -0,39AB	0,7 \pm -0,29B
surface terrière arbres vivants (m ² /ha)	28,1 \pm -3,8A	31,6 \pm -8,4A	20,7 \pm -6,4B
indice de Clark et Evans arbres vivants	0,94 \pm -0,07B	0,96 \pm -0,09B	1,04 \pm -0,05A
dhp moyen des chicots (cm)	13,7 \pm -2,1B	14,8 \pm -2,8B	19,5 \pm -2,3A
dhp moyen du bois mort au sol	15,9 \pm -1,9B	16,7 \pm -2,3B	20,6 \pm -2,3A
indice de Shannon du bois mort au sol	2,02 \pm -0,29B	2,13 \pm -0,3B	2,43 \pm -0,18A
surface terrière du bois mort au sol (m ² /ha)	5,7 \pm -3,3B	6,6 \pm -3,8B	14,0 \pm -4,2A
densité régénération (nb/ha)	17665 \pm - 12029B	26136 \pm - 16542B	43601 \pm - 12958A
Âge moyen (ans)	75 \pm -19	92 \pm -28	VIN

Les moyennes des indices discriminants suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de tukey (HSD); $P < 0,05$).

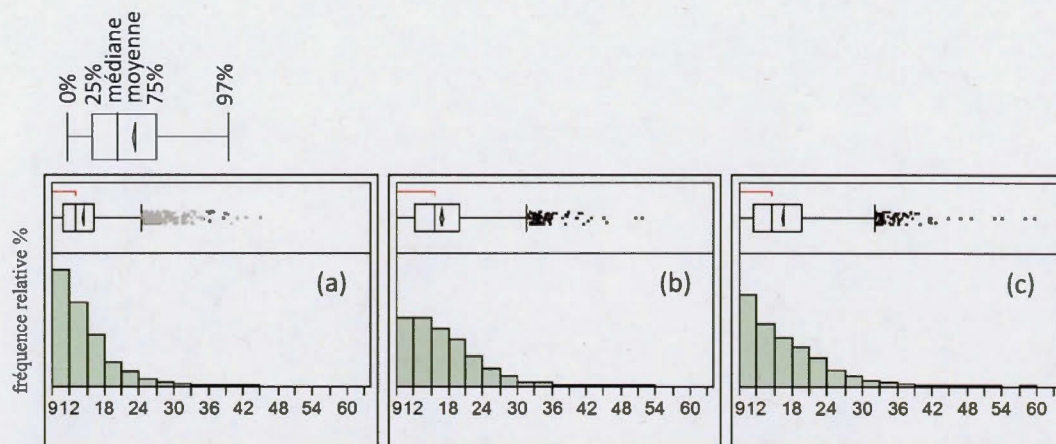


Figure 1.4 Distribution diamétrale des arbres vivants correspondant aux trois types de peuplements : (a) post-coupes, (b) post-feux, (c) primaires.

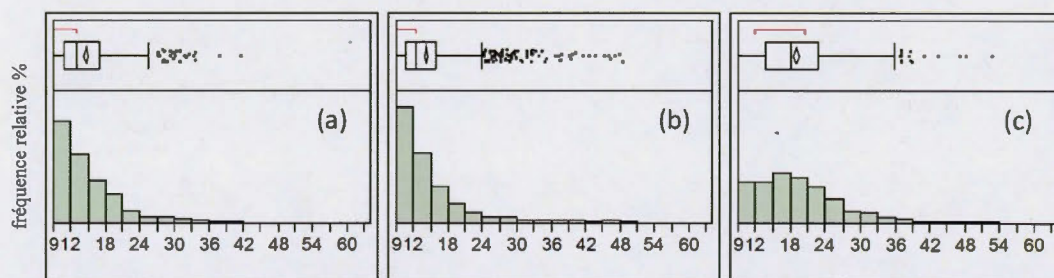


Figure 1.5 Distribution diamétrale des chicots correspondant aux trois types de peuplements : (a) post-coupes, (b) post-feux, (c) primaires.

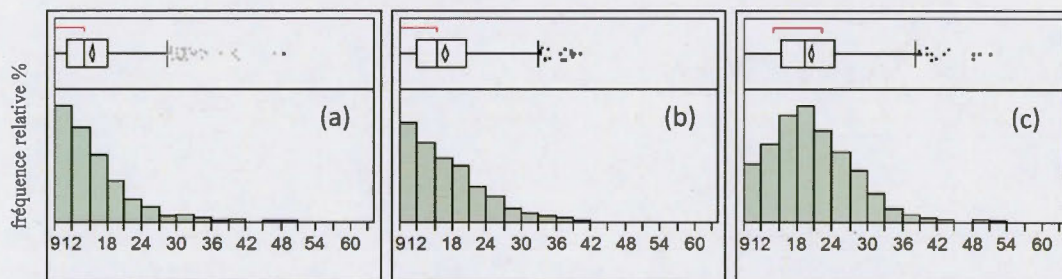


Figure 1.6 Distribution diamétrale du bois mort au sol correspondant aux trois types de peuplements : (a) post-coupes, (b) post-feux, (c) primaires.

1.5 Discussion

1.5.1 La structure des peuplements coupés au début du XX^e siècle

Tester rigoureusement la question de savoir si les coupes de la première moitié du XX^e siècle ont permis de léguer une structure irrégulière caractéristique des peuplements primaires plus rapidement qu'une autre perturbation majeure, mais naturelle, les feux de forêt, exigeraient une expérience contrôlée, dans laquelle les feux et les coupes auraient eu lieu en même temps. Dans notre étude, les peuplements issus de feux sont 10 à 20 ans plus vieux que ceux issus des coupes. Cependant, il y a implicitement des différences de sévérité que nous avons voulu tester. En effet, en laissant de la structure vivante sur place, les coupes ont eu une sévérité moins importante que les feux. Toutefois, connaître la structure résiduelle après ces perturbations nous aurait permis d'être sûrs de la sévérité de ces perturbations.

Ainsi, contrairement à ce que l'on attendait pour ces peuplements arrivés à maturité, la structure résiduelle laissée par ces coupes du début du XX^e siècle, constitué de structure vivante comme des tiges de diamètre variable inférieur à 9 cm de dhp, de structure morte comme des chicots et du bois mort au sol et que la protection de la structure du sous-couvert comme la régénération n'a donc pas permis un retour plus rapide des caractéristiques de la structure des peuplements primaires, mais ont permis d'obtenir celles des peuplements brûlés. Autrement dit, la structure des peuplements exploités ne ressemble pas à celle des peuplements primaires, mais elle ressemble à celle des peuplements brûlés.

Les peuplements exploités n'ont pas évolué vers une structure plus diversifiée que les peuplements brûlés probablement en raison de la différence d'âge entre les perturbations. En effet, l'âge des feux étant antérieur à celui des coupes, peut-être qu'avec 17 ans de plus les peuplements exploités auraient eu une diversité structurale plus importante que celle des peuplements brûlés, car l'âge constitue un élément essentiel à la diversité structurale (Harmon 1986; Spies, 1998; De Grandpré *et al.*, 2000; Boucher *et al.*, 2003; Boucher *et al.*, 2006). Aussi, comparativement aux coupes, les feux vont permettre un apport nutritif qui peut avoir des effets sur la productivité du peuplement (Brais *et al.*, 2000, Paré *et al.*, 2002),

reconnu pour faire évoluer les peuplements plus rapidement vers une structure diversifiée (Boucher *et al.*, 2006). Une autre raison pourrait être la structure résiduelle laissée après ces coupes, composée en partie de gaules, qui n'était peut-être pas celle que l'on supposait. En effet, la densité de gaule n'étant pas très élevée dans les peuplements primaires (Appendice A), la structure résiduelle ne devait pas comporter beaucoup de gaules. Des photos aériennes, prises après les coupes de l'époque montrent que les arbres vivants restant sur pieds sont effectivement peu nombreux. De plus, à cela s'ajoute, comme Riopel *et al.*, (2010) l'ont observés, la perte de gaules résiduelles après traitement.

Toutefois, même si la structure de ces peuplements exploités ressemble à celle des peuplements brûlés, après plus de 80 ans, ni les peuplements issus de feux ni de coupes ne ressemblent aux peuplements primaires. En effet, comparativement aux peuplements primaires qui sont à un stade de développement avancé, les peuplements perturbés semblent être arrivés à un stade où la densité d'arbres vivants dans le peuplement diminue tandis que la taille des arbres augmente (Lee *et al.*, 1997; Delong et Kessler, 2000; Popadiouk *et al.*, 2003) et dont la structure morte est composée de chicots et de bois mort au sol de petite taille (Mohler *et al.*, 1978; Heinselman, 1981; Hunter, 1990; Spies, 1990; Fajvan et Seymour, 1993; Kneeshaw et Gauthier, 2003). Cependant, on suppose, comme Frelich et Reich (2003), que les peuplements exploités, qui ont la même structure que les peuplements brûlés, suivront la même évolution structurale que ces derniers et qu'ils se dirigeront au même rythme vers une structure diversifiée caractéristique des peuplements primaires.

1.5.2 Les similitudes structurales

Quatre-vingts ans après, ces coupes de la première moitié du XX^e siècle n'engendrent donc pas de différences en termes d'abondance, de taille et de diversité de chicots et de bois mort au sol comparativement aux peuplements issus de feux. Ainsi, notre étude montre que ces attributs structuraux préservés par ces pratiques forestières permettent d'éviter, 80 ans après, des divergences structurales et d'obtenir les mêmes caractéristiques structurales que celles retrouvées dans les peuplements matures brûlés.

De plus, les coupes de l'époque ont aussi permis de maintenir, 80 ans après, la densité de régénération au sein de leurs peuplements ainsi qu'un recouvrement en feuillus similaire à celui des peuplements brûlés. De plus, la densité de gaule ainsi que le recouvrement en éricacée ne diffèrent pas entre les trois types de peuplements. Hébert *et al.* (2010) ont montré que la régénération en résineux peut être plus pauvre sur des sites exploités quelques années après que sur des sites naturels en raison d'une plus grande abondance d'éricacées qui entrave la croissance des conifères. De plus, Ruel *et al.*, (2004) ont montré que cette compétition peut persister pendant de nombreuses années, pouvant conduire à long terme à un déclin de la production ligneuse. Ainsi, contrairement à ces études, notre étude montre que les coupes de la première moitié du XX^e siècle, peut-être en raison de la protection des sols et de la régénération, ont probablement permis d'empêcher les éricacées d'envahir les peuplements exploités qui auraient pu nuire à la production de ces peuplements. En effet, la densité de régénération devait être importante après ces coupes en raison de la quantité de régénération présente dans les peuplements primaires (Tableau 1.2). Cette structure du sous-couvert ressemble donc à celle des peuplements brûlés et vient donc conforter l'idée que les peuplements survenant évolueraient vers des peuplements primaires au même rythme que les peuplements perturbés naturellement.

1.5.3 Les différences structurales

Les plus grandes différences observées entre les peuplements exploités et brûlés se trouvent au sein de la structure formée par les arbres vivants. En effet, les arbres de petit diamètre sont nettement plus représentés que les arbres de fort diamètre (> 24 cm DHP) dans ces peuplements exploités arrivés à maturité. Ainsi, comme trouvé par différents auteurs (Linder, P., et Östlund, L. 1998; Franklin *et al.*, 2002), les arbres sont de plus petite taille dans les peuplements exploités. Ces différences peuvent aussi provenir, comme vu précédemment, de la quantité de structure vivante laissée après les coupes, de la différence d'âge entre les perturbations et de la sévérité de la perturbation sur les sols. En effet, ces facteurs auraient probablement permis aux peuplements exploités d'obtenir une structure plus diversifiée avec

des arbres de plus fort diamètre (Harmon 1986; Spies, 1998; Brais *et al.*, 2000; De Grandpré *et al.*, 2000; Paré *et al.*, 2002; Boucher *et al.*, 2003; Boucher *et al.*, 2006; Riopel *et al.*, 2010).

Ces pratiques forestières ont aussi généré une canopée plus dense qui intercepte plus de lumière que celle des peuplements brûlés. La canopée de ces peuplements exploités entraîne donc une diminution de la quantité de lumière perçue au sol. On aurait pu s'attendre à un impact sur la structure du sous-couvert, mais comme vu précédemment, la densité de régénération ainsi que le recouvrement en feuillus et en éricacées est similaire dans les peuplements exploités et brûlés.

En ce qui concerne les peuplements perturbés et primaires, de manière générale, leur structure vivante, morte et du sous-couvert diverge. Mais c'est la structure formée par les chicots et le bois mort au sol qui permet le plus de les différencier. En effet, la diversité de taille et la taille des chicots et du bois mort au sol sont plus importantes dans les peuplements primaires que dans les peuplements perturbés. Cependant, les peuplements primaires étant issus de peuplements brûlés, le temps de révolution pour atteindre cette structure caractéristique des peuplements primaires est donc plus important. Dans la région de la Côte-Nord, le statut de vieux peuplements est atteint lorsque les peuplements ont dépassé l'âge du bris, soit plus de 150 ans (De Grandpré *et al.*, 2008). Ainsi, avec le temps ces différences structurales devraient s'atténuer et la structure de ces peuplements brûlés et exploités devrait donc tendre vers celle des peuplements primaires.

1.5.4 Les coupes du début du XX^e siècle et les pratiques sylvicoles actuelles

Cependant, malgré ces similitudes structurales, les arbres vivants de forts diamètres sont réduits dans les peuplements exploités et peuvent donc nuire au maintien de la biodiversité rattachée à ces habitats potentiels (Harmon 1986; Hansen *et al.*, 1991; Linder et Ostlund, 1998; Hunter 1999; Kuuluvainen, 2002). D'autres différences potentielles entre les peuplements exploités et brûlés sont aussi à considérer, car ces coupes ont tendance à augmenter la densité d'arbres vivants dans le peuplement et à diminuer la diversité diamétrale de chicots. De même, le bois mort au sol de petit diamètre a tendance à être plus représenté

que celui de fort diamètre. Après ces coupes, des arbres résiduels de diamètre moyen auraient donc permis de générer des arbres vivants de forts diamètres et favorisé l'augmentation de la diversité diamétrale de chicots ainsi que la taille des arbres morts aux sols dans ces peuplements arrivés à maturité.

Ainsi, une stratégie sylvicole permettant de laisser des arbres vivants de diamètre moyen permettrait d'enlever ces différences et ces tendances. Cette stratégie forestière existe déjà. Les coupes avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM) permettent de protéger les arbres ≤ 12 cm de dhp en plus de préserver les sols et la régénération en dehors des chemins de débardage. Cependant, si la présence de gaules avant les coupes est aussi faible dans ces peuplements, les CPPTM génèreront probablement les mêmes différences structurales que celles observées avec ces coupes de l'époque (s'apparentant aux CPRS actuelles). La structure avant coupe est donc importante à considérer. Des coupes à rétention variable (CRV), permettant de laisser 12 à 20% d'arbres vivants de différentes tailles dans le peuplement, permettraient probablement d'atténuer ces différences structurales. Ainsi, dépendamment de la structure présente avant l'exploitation, ces différents types de coupes permettraient d'émuler la structure des peuplements matures brûlés. Ces traitements sylvicoles permettraient donc de satisfaire les objectifs de production ainsi que les objectifs de maintien de la biodiversité rattachée aux peuplements brûlés dans les peuplements exploités.

Les peuplements exploités au début du XX^e siècle couvrent des territoires non négligeables. Les peuplements arrivant à maturité, ces territoires vont être recoupés. L'enjeu aurait pu être de restaurer les caractéristiques structurales perdues. Mais une récolte de la matière ligneuse avec des pratiques de coupes comme les CPRS dans les prochaines années n'engendrerait pas d'accentuation des différences structurales, car tous les arbres à valeur commerciale seraient récoltés. Cependant, si on ne veut pas générer de différences au niveau du bois vivant, des CPPTM ou des CRV devraient être pratiquées afin d'émuler la structure des peuplements brûlés matures. Toutefois, les CPPTM ne sont pas applicables dans des peuplements réguliers et denses comme ceux issus de coupes et de feux car les petites tiges marchandes risquent de

ne pas avoir assez de cime pour réagir à la coupe. Cependant, même si ces traitements sylvicoles permettent dans certains cas d'obtenir les caractéristiques structurales essentielles au maintien de la biodiversité des peuplements brûlés, les objectifs de conservation des caractéristiques structurales des peuplements primaires ne sont pas encore atteints après 80 ans. Les peuplements perturbés nécessitent plusieurs révolutions forestières avant d'atteindre une complexité structurale caractéristique des peuplements primaires.

1.6 Conclusion

Même si ces traitements sylvicoles permettent de mettre les peuplements survenant sur des trajectoires de développement similaires aux peuplements perturbés naturellement, les objectifs de production forestière raccourcissent le temps de développement avant la prochaine grande perturbation. Car même si la diversité structurale des peuplements coupés peut se redévelopper de manière naturelle si aucune perturbation majeure ne se produit, la plupart des peuplements sont recoupés avant que cette complexité structurale soit atteinte. On assiste donc à un rajeunissement de la matrice forestière venant limiter la quantité d'habitats rattachés à la structure des peuplements primaires, essentielle pour certaines espèces. Il est donc important de mettre en place d'autres aménagements forestiers permettant aux peuplements d'obtenir plus rapidement les caractéristiques structurales des peuplements primaires. De plus, le problème réside aussi dans les intervalles de coupe et le maintien de la distribution naturelle d'âges des peuplements. Le maintien de la diversité structurale typique des vieux peuplements est donc un aménagement qui doit aussi se faire à l'échelle du paysage.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but de cette étude était de voir si les coupes de la première moitié du XX^e siècle, qui s'apparentent aux coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) actuelles, avaient permis de léguer une structure irrégulière caractéristique des peuplements primaires. Pour ces peuplements arrivés à maturité, on s'attendait à ce que les caractéristiques structurales de ces peuplements exploités tendent plus vers celles des peuplements primaires comparativement à celles des peuplements brûlés. Mais les résultats ont démontré que l'héritage structural laissé par ces coupes, constitué de structure vivante comme des tiges de diamètre variable inférieur à 9 cm de dhp (diamètre à hauteur de poitrine), de structure morte comme des chicots et du bois mort au sol, ou que la protection de la structure du sous-couvert comme la régénération ont aidé le peuplement à retrouver une diversité structurale typique des peuplements brûlés. 80 ans plus tard, ces coupes ont donc permis de maintenir les caractéristiques de la structure des peuplements brûlés et n'engendrent pas de différences en termes d'abondance, de taille et de diversité d'individus dans la structure vivante, morte et du sous-couvert de ces peuplements. Seuls les arbres vivants supérieurs à 24 cm de dhp ont été réduits en nombre.

Ainsi, une stratégie sylvicole supplémentaire permettrait d'augmenter le pourcentage d'arbres vivants de gros diamètres. Des arbres résiduels de diamètre moyen après coupes permettraient de générer des arbres de forts diamètres dans ces peuplements arrivés à maturité. Les coupes avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM) permettent de protéger les arbres ≤ 12 cm de dhp en plus de préserver les sols et la régénération. Dépendamment de la régénération pré-établie avant les coupes, les CPPTM ou d'autres techniques sylvicoles protégeant la régénération, les sols et laissant de la structure vivante d'un certain diamètre sur place, permettraient donc d'émuler la structure des peuplements matures brûlés.

Cependant, après plus de 80 ans, ni les peuplements issus de feux ni de coupes ne ressemblent aux peuplements primaires. Les plus grandes différences observées entre ces

peuplements perturbés et primaires sont en termes de bois morts. Ils ne permettent donc pas de maintenir la biodiversité associée au bois mort présent en quantité importante dans ces vieux peuplements. Ainsi, même si ces traitements sylvicoles permettent de mettre les peuplements survenant sur des trajectoires de développement similaires aux peuplements perturbés naturellement, les objectifs de production forestière raccourcissent le temps de développement avant la prochaine grande perturbation. Car même si la diversité structurale des peuplements coupés peut se redévelopper de manière naturelle si aucune perturbation majeure ne se produit, la plupart des peuplements sont recoupés avant que cette complexité structurale soit atteinte (Keenan et Kimins, 1993). La fréquence des récoltes est définie principalement par le temps nécessaire pour atteindre des dimensions marchandes, ce qui se situe entre 40 et 100 ans. Mais pour un même territoire, le cycle de feu est plus long que le cycle de récolte dans une grande partie de la forêt boréale et en particulier dans l'est du Canada. Dans plusieurs régions, la récolte forestière ne maintient donc pas la distribution naturelle d'âges des peuplements, notamment les classes d'âge les plus vieilles comme dans la forêt boréale de l'est. Il est donc important de mettre en place d'autres aménagements forestiers permettant aux peuplements d'obtenir plus rapidement les caractéristiques structurales des peuplements primaires.

Ainsi, le problème réside aussi dans les intervalles de coupe. On assiste donc à un rajeunissement de la matrice forestière venant ainsi limiter la quantité d'habitats uniques pour certaines espèces. Ainsi, le but de la gestion forestière n'est pas que d'émuler les perturbations naturelles, mais de fournir des habitats pour certaines espèces, telles que celles désignées comme rares ou en voie de disparition et qui ont besoin des habitats présents dans les vieux peuplements. Le maintien de la diversité structurale typique des vieux peuplements est un aménagement qui doit aussi se faire à l'échelle du paysage.

APPENDICE A

MOYENNES \pm ECARTS-TYPES DES INDICES UTILISES DANS L'ANALYSE DISCRIMINANTE ET L'ANOVA POUR DECRIRE LA STRUCTURE DES TROIS TYPES DE PEUPELEMENTS ENTRE EUX (POST-COUPES, POST-FEUX ET PRIMAIRE).

indices	post-coupes	post-feux	Primaires
densité arbres vivants (nb/ha)	1602 \pm -558	1290 \pm -459	865 \pm -218
densité chicots (nb/ha)	225 \pm -175	441 \pm -225	235 \pm -148
densité arbres morts au sol (nb/ha)	271 \pm -160	268 \pm -120	393 \pm -117
décomposition moyenne chicots	5,9 \pm -0,5	5,6 \pm -0,4	6,2 \pm -0,3
décomposition moyenne arbres morts au sol	11,1 \pm -0,4	10,7 \pm -0,6	10,7 \pm -0,5
dhp moyen des arbres vivants (cm)	15 \pm -2,3	17,1 \pm -2,6	16,4 \pm -1,4
dhp moyen des arbres morts au sol (cm)	15,9 \pm -1,9	16,7 \pm -2,3	20,6 \pm -2,3
dhp moyen des chicots (cm)	13,7 \pm -2,1	14,8 \pm -2,8	19,5 \pm -2,3
surface terrière arbres vivants (m2/ha)	28,1 \pm -3,8	31,6 \pm -8,4	20,7 \pm -6,4
surface terrière chicots (m2/ha)	4 \pm -3,2	8,0 \pm -3,9	7,4 \pm -3,8
surface terrière arbres morts au sol (m2/ha)	5,7 \pm -3,3	6,6 \pm -3,8	14,0 \pm -4,2
densité gaules (nb/ha)	5218 \pm -1718	4745 \pm -7966	6192 \pm -3913
dhp moyen des gaules (cm)	3,4 \pm -0,6	4,0 \pm -0,9	3,2 \pm -0,7
surface terrière gaules (m2/ha)	0,6 \pm -0,2	0,8 \pm -0,3	0,6 \pm -0,2
recouvrement éricacées (%)	2,9 \pm -3,5	12,8 \pm -15,9	6,1 \pm 9,6
recouvrement feuillu (%)	2,1 \pm -1,9	0,7 \pm -1,0	4,9 \pm -4,5
densité régénération (nb/ha)	17665 \pm -12029	26136 \pm 16542	43601 \pm -12958
indice d'asymétrie des arbres vivants	1,22 \pm -0,25	0,88 \pm -0,33	0,7 \pm -0,32
indice d'asymétrie des chicots	0,82 \pm -0,41	0,75 \pm -0,43	0,64 \pm -0,34
indice d'asymétrie du bois mort au sol	1,22 \pm -0,42	0,84 \pm -0,39	0,7 \pm -0,29

coefficient de variation des arbres vivants	29,1+-6,8	30,6+-3,9	35,8+-5,8
coefficient de variation des chicots	26,9+-10,7	31,0+-8,2	31,6+-6,2
coefficient de variation du bois mort au sol	32,5+-5,5	33,6+-3,9	30+-3,3
indice de Shannon des arbres vivants	1,95+-0,35	2,21+-0,28	2,21+-0,2
indice de Shannon des chicots	1,63+-0,63	1,87+-0,41	2,3+-0,19
indice de Shannon des arbres morts au sol	2,02+-0,29	2,13+-0,3	2,43+-0,18
indice de Clark et Evans arbres vivants	0,94+-0,07	0,96+-0,09	1,04+-0,05
indice de Clark et Evans chicots	1,04+-0,28	0,9+-0,07	1+-0,08
indice de Clark et Evans du bois mort au sol	0,92+-0,11	0,91+-0,09	0,92+-0,07
indice de surface foliaire	2,15+-0,14	1,83+-0,25	1,61+-0,29

APPENDICE B

P-VALUE DES 30 INDICES DE STRUCTURE UTILISÉS DANS LES ANALYSES DISCRIMINANTES POUR LES TROIS TYPES DE PEUPELEMENTS (POST-COUPES, POST-FEUX ET PRIMAIRE).

Indices	Prob.>F	Indices	Prob.>F
dhp arbre Md	0,0000025*	coef. de variation arbres V	0,0162841
surface terrière arbre Mc	0,0000069*	surface terrière gaules	0,0201078
dhp arbre Mc	0,0000137*	surface terrière arbre Md	0,0298048
LAI	0,0000219*	dhp gaules	0,0372042
densité régénération	0,000238*	densité arbre Mc	0,0410993
densité arbre V	0,0007486*	H arbres V	0,0452964
surface terrière arbre V	0,0007967*	dhp arbre V	0,0601705
Sk arbres V	0,0008262*	recouvrement éricacées	0,1071363
décomposition arbres Md	0,0010605*	coef. de variation arbres Mc	0,129218
H arbres Mc	0,0012245*	Clark et Evans arbres Md	0,1410903
H arbres Md	0,0024312*	décomposition arbres Mc	0,1453095
Clark et Evans arbres V	0,0028682*	coef. de variation arbres Md	0,3536377
recouvrement feuillu	0,0048608*	Sk arbres Md	0,5408301
Sk arbres Mc	0,0052156*	densité gaules	0,7809455
densité arbre Md	0,0133859	Clark et Evans arbres Mc	0,9461582

Les indices suivis de « * » permettent de distinguer statistiquement les trois types de peuplements entre eux ($p \leq 0,01$).

BIBLIOGRAPHIE

- Amiro, B. D., Stocks, B. J., Alexander, M. E., Flannigan, M. D., et Wotton, B. M. (2001). Fire, climate change, carbon and fuel management in the Canadian boreal forest. *International Journal of Wildland Fire*, 10(4), 405-413.
- Belle-Isle, J., Kneeshaw, D., (2007). A stand and landscape comparison of the effects of a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreak to the combined effects of harvesting and thinning on forest structure. *Forest Ecology Management*, 246 (2- 3), 163-174.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., et Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 384-391.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. (1999). Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle*, 75(1), 55-61.
- Bouchard, M., Pothier, D., et Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1621-1633.
- Boucher, D., De Grandpré, L., et Gauthier, S. (2003). Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle*, 79(2), 318-328.
- Boucher, D., Gauthier, S., & De Grandpré, L. (2006). Structural changes in coniferous stands along a chronosequence and a productivity gradient in the northeastern boreal forest of Québec. *Ecoscience*, 13(2), 172-180.
- Boucher, D., Gauthier, S., et De Grandpré, L. (2006). Structural changes in coniferous stands along a chronosequence and a productivity gradient in the northeastern boreal forest of Québec. *Ecoscience*, 13(2), 172-180.

- Brais, S., David, P., & Ouimet, R. (2000). Impacts of wild fire severity and salvage harvesting on the nutrient balance of jack pine and black spruce boreal stands. *Forest Ecology and Management*, 137(1), 231-243.
- Brais, S., Work, T. T., Robert, É., O'Connor, C. D., Strukelj, M., Bose, A., et Harvey, B. D. (2013). Ecosystem responses to partial harvesting in eastern boreal mixedwood stands. *Forests*, 4(2), 364-385.
- Bréda, N. (1999). L'indice foliaire des couverts forestiers: mesure, variabilité et rôle fonctionnel. *Rev. For. Fr.*, 51, 135-150.
- Brumelis, G., et Carleton, T. J. (1988). The vegetation of postlogged black spruce lowlands in central Canada. I. Trees and tall shrubs. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(11), 1470-1478.
- Buongiorno, J., Dahir, S., Lu, H. C., et Lin, C. R. (1994). Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands. *Forest Science*, 40(1), 83-103.
- Carleton, T. J., et MacLellan, P. (1994). Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Ecoscience*.
- Chapin III, F.S., Callaghan, T.V., Bergeron, Y., Fukuda, M., Johnstone, J.F., Juday, G., Zimov, S.A. (2004). Global change and the boreal forest: thresholds, shifting states, or gradual change? *Ambio* 33 (6), 361-365.
- Charron, I., et Greene, D. F. (2002). Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(9), 1607-1615.
- Chen, H. Y., et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166.
- Chubbs, T. E., Keith, L. B., Mahoney, S. P., et McGrath, M. J. (1993). Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, 71(3), 487-493.
- Clark, D. F., Antos, J. A., et Bradfield, G. E. (2003). Succession in sub-boreal forests of West-Central British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 14(5), 721-732.
- Clark, P. J., et Evans, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 445-453.
- Claveau, Y., Kneeshaw, D. et Gauthier, S. (2007). Nos pratiques s'inspirent-elles vraiment des feux ? *Aubelle*, 151 :14-21.

- Coates, K. D. (2002). Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 387-398.
- Cogbill, C. V. (1985). Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(1), 252-261.
- Covington, W. W. (1981). Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology*, 41-48.
- Covington, W. W., & Sackett, S. S. (1992). Soil mineral nitrogen changes following prescribed burning in ponderosa pine. *Forest Ecology and Management*, 54(1), 175-191.
- De Grandpré, L., Gauthier, S., Allain, C., Cyr, D., Pérignon, S., Pham, A. T., Boucher, D., Morissette, J., Reyes, G., Aakala, T. et Kuuluvainen, T. (2008). *Vers un aménagement écosystémique de la forêt boréale de la Côte Nord. Régime des perturbations et dynamique naturelle*. In *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, sous la direction de Gauhtier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., p. 241-268. Presse de l'Université du Québec.
- De Grandpré, L., Morissette, J., et Gauthier, S. (2000). Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 791-800.
- Deans, A. M., Malcolm, J. R., Smith, S. M., et Carleton, T. J. (2003). A comparison of forest structure among old-growth, variable retention harvested, and clearcut peatland black spruce (*Picea mariana*) forests in boreal northeastern Ontario. *The Forestry Chronicle*, 79(3), 579-589.
- DeLong, S. C., et Kessler, W. B. (2000). Ecological characteristics of mature forest remnants left by wildfire. *Forest Ecology and Management*, 131(1), 93-106.
- Doyon, F. et Sougavinski, S. 2003. La rétention variable: un outil de sylviculture écosystémique. *Aubelle*, 144(1): 13-16.
- Ecke, F., Löfgren, O., et Sörlin, D. (2002). Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology*, 39(5), 781-792.
- Edman, M., et Jonsson, B. G. (2001). Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 12(5), 609-620.
- Esseen, P. A., Ehnström, B., Ericson, L., et Sjöberg, K. (1992). Boreal forests—the focal habitats of Fennoscandia. In *Ecological principles of nature conservation* (pp. 252-325). Springer US.

- Fajvan, M. A., et Seymour, R. S. (1993). Canopy stratification, age structure, and development of multicohort stands of eastern white pine, eastern hemlock, and red spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(9), 1799-1809.
- Farnum, P., Timmins, R., and Kulp, J.L. 1983. Biotechnology of forest yield. Science (Washington, D.C.), 219: 694-702.
- Fleming, T. L., et Freedman, B. (1998). Conversion of natural, mixed-species forests to conifer plantations: implications for dead organic matter and carbon storage. *Ecoscience*.
- Foster, D. R. (1985). Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada. *The Journal of Ecology*, 517-534.
- Franklin, J. F., Berg, D. R., Thornburgh, D. A., et Tappeiner, J. C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*. Island Press, Washington, DC, 111-139.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., ... et Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 399-423.
- Franklin, J.F., Cromack, K., Jr., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F. and Juday, G. (1981). Ecological Characteristics of Old-Growth Douglas-Fir Forests. Gen. Tech. ReD. PNW-118.U .S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon.
- Fraver, S., Wagner, R. G., et Day, M. (2002). Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(12), 2094-2105.
- Freedman, B., Zelazny, V., Beaudette, D., Fleming, T., Flemming, S., Forbes, G., Gerrow, J.S., Johnson, G. et Woodley, S. (1996). Biodiversity implications of changes in the quantity of dead organic matter in managed forests. *Environmental Reviews*. 4: 238-265.
- Frelich, L. E., et Reich, P. B. (2003). Perspectives on development of definitions and values related to old-growth forests. *Environmental Reviews*, 11(S1), S9-S22.
- Fridman, J., et Walheim, M. (2000). Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest ecology and management*, 131(1), 23-36.

- Gauthier, S., Leduc, A., et Bergeron, Y. (1996). *Forest dynamics modelling under natural fire cycles: a tool to define natural mosaic diversity for forest management* (pp. 417-434). Springer Netherlands.
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y., et Drapeau, P. (2001). Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Le naturaliste canadien*, 125, 10-17.
- Gendreau-Berthiaume, B., Kneeshaw, D. D., et Harvey, B. D. (2012). Effects of partial cutting and partial disturbance by wind and insects on stand composition, structure and growth in boreal mixedwoods. *Forestry*, 85(4), 551-565.
- Goff, H. L., et Sirois, L. (2004). Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12), 2399-2409.
- Greif, G. E., et Archibold, O. W. (2000). Standing-dead tree component of the boreal forest in central Saskatchewan. *Forest Ecology and Management*, 131(1), 37-46.
- Grondin, P. (1996). Écologie forestière. Dans Manuel de foresterie. Dir.: J.A. Bérard et M. Côté. Les Presses de l'Université Laval, Québec. pp. 133-279.
- Groot, A., et Horton, B. J. (1994). Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 225-233.
- Haeussler, S., et Bergeron, Y. (2004). Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 274-288.
- Haeussler, S., et Kneeshaw, D. (2003). Comparing forest management to natural processes. *Towards sustainable management of the boreal forest*, 307-368.
- Halpern, C. B., et Spies, T. A. (1995). Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications*, 5(4), 913-934.
- Hansen, A. J., McComb, W. C., Vega, R., Raphael, M. G., et Hunter, M. (1995). Bird habitat relationships in natural and managed forests in the west Cascades of Oregon. *Ecological Applications*, 5(3), 555-569.
- Hansen, A.J., T. Spies, F. Swanson et J. Ohmann. (1991). Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience* 41(3):382-392.
- Harmon, M. E. (1986). Logs as sites of tree regeneration in *Picea sitchensis*-*Tsuga heterophylla* forests of coastal Washington and Oregon.

- Harper, K. A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., & De Grandpré, L. (2005). Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 206(1), 293-306.
- Harper, K. A., Bergeron, Y., Gauthier, S., et Drapeau, P. (2002). Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: a landscape scale study. *Silva Fennica*, 36(1), 249-263.
- Hébert, F., Thiffault, N., Ruel, J. C., et Munson, A. D. (2010). Comparative physiological responses of *Rhododendron groenlandicum* and regenerating *Picea mariana* following partial canopy removal in northeastern Quebec, Canada. *Canadian journal of forest research*, 40(9), 1791-1802.
- Heinselman, M. L. (1981). Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In *Forest succession* (pp. 374-405). Springer New York.
- Hendrickson, O. (2003). Old-growth forests: Data gaps and challenges. *The Forestry Chronicle*, 79(3), 645-651.
- Hunter Jr, M. L. (1990). *Wildlife, forests, and forestry. Principles of managing forests for biological diversity*. Prentice Hall.
- Hunter Jr., M.L. (1999). *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Imbeau, L., et Desrochers, A. (2002). Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers. *The Journal of wildlife management*, 222-231.
- Imbeau, L., Savard, J. P. L., et Gagnon, R. (2000). Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology*, 77(12), 1850-1860.
- Jayen, K., Leduc, A., et Bergeron, Y. (2006). Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Quebec, Canada. *Ecoscience*, 13(2), 143-151.
- Johnson, E. A. (1992). *Fire and Vegetation Dynamics. Studies from the North American Boreal Forest*. Cambridge University Press, New York.
- Kafka, V., Gauthier, S., et Bergeron, Y. (2001). Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 10(2), 119-127.
- Kardynal, K. J., Morissette, J. L., Van Wilgenburg, S. L., Bayne, E. M., et Hobson, K. A. (2011). Avian responses to experimental harvest in southern boreal mixedwood

- shoreline forests: implications for riparian buffer management. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(12), 2375-2388.
- Keenan, R. J., et Kimmins, J. P. (1993). The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews*, 1(2), 121-144.
- Kimmins, J. P. (1997). *Forest ecology: a foundation for sustainable management* (No. Ed. 2). Prentice-Hall Inc..
- Kneeshaw, D. D., Harvey, B. D., Reyes, G. P., Caron, M. N., et Barlow, S. (2011). Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures?. *Forest Ecology and Management*, 262(3), 482-490.
- Kneeshaw, D., et Gauthier, S. (2003). Old growth in the boreal forest: a dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Reviews*, 11(S1), S99-S114.
- Kolström, M. (1998). Ecological simulation model for studying diversity of stand structure in boreal forests. *Ecological Modelling*, 111(1), 17-36.
- Krankina, O. N., Harmon, M. E., Kukuev, Y. A., Treyfeld, R. F., Kashpor, N. N., Kresnov, V. G., ... et Povarov, E. D. (2002). Coarse woody debris in forest regions of Russia. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(5), 768-778.
- Kuuluvainen, T. (2002). Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36 (1), 97-125.
- Lecomte, N., Simard, M., et Bergeron, Y. (2006). Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada. *Ecoscience*, 13(2), 152-163.
- Lee, P. (1998). Dynamics of snags in aspen-dominated midboreal forests. *Forest Ecology and Management*, 105(1), 263-272.
- Lee, P. C., Crites, S., Nietfeld, M., Nguyen, H. V., et Stelfox, J. B. (1997). Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. *Ecological Applications*, 7(2), 691-701.
- Lee, X., Neumann, H. H., Hartog, G., Mickle, R. E., Fuentès, J. D., Black, T. A., ... et Blanken, P. D. (1997). Observation of gravity waves in a boreal forest. *Boundary-Layer Meteorology*, 84(3), 383-398.
- Ligot, G., & Mackels, B. (2011). Photographies hémisphériques.
- Linder, P., Elfving, B., et Zackrisson, O. (1997). Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 98(1), 17-33.

- Linder, P., et Östlund, L. (1998). Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. *Biological conservation*, 85(1), 9-19.
- MacLean, D. A., Woodley, S. J., Weber, M. G., et Wein, R. W. (1983). Fire and nutrient cycling.
- Mallik, A. U. (1993). Ecology of a forest weed of Newfoundland: vegetative regeneration strategy of *Kalmia angustifolia*. *Canadian Journal of Botany*, 71(1), 161-166.
- Maser, C., Tarrant, R. F., Trappe, J. M., et Franklin, J. F. (1988). *From the forest to the sea: a story of fallen trees*. Portland, Or.: Pacific Northwest Research Station, US Dept. of Agriculture, Forest Service.
- McComb, W. C., Spies, T. A., et Emmingham, W. H. (1993). Douglas-fir forests: managing for timber and mature-forest habitat. *Journal of forestry (USA)*.
- McElhinny, C., Gibbons, B., Brack, C., Bauhus, J. (2005). Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218, 1–24.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., et Bauhus, J. (2005). Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218(1), 1-24.
- McRae, D. J., Duchesne, L. C., Freedman, B., Lynham, T. J., et Woodley, S. (2001). Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews*, 9(4), 223-260.
- Mohler, C. L., Marks, P. L., et Sprugel, D. G. (1978). Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *The Journal of Ecology*, 599-614.
- Moses, R. A., et Boutin, S. (2001). The influence of clear-cut logging and residual leave material on small mammal populations in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 483-495.
- Mosseler, A., Thompson, I., et Pendrel, B. A. (2003). Overview of old-growth forests in Canada from a science perspective. *Environmental Reviews*, 11(S1), S1-S7.
- Musée de Franquelin (2013). Visite du musée de Frankelin reconstituant les camps forestiers du début du XX^e siècle.
- Newton, P. F., et Smith, V. G. (1988). Diameter distributional trends within mixed black-spruce/balsam-fir and pure black-spruce stand types. *Forest ecology and management*, 25(2), 123-138.

- Niemelä, J. (1999). Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 115(2), 127-134.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., et Hermansson, J. (1997). Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological conservation*, 81(3), 221-231.
- Oliver, C. D., and Larson, B. C. (1996). *Forest Stand Dynamics*. John Wiley et Sons, Inc., New York, 520 pp.
- Oliver, C. D., et Larson, B. C. (1990). *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, Inc..
- Paine, R.T., Tegner, M.J., Johnson, E.A. (1998). Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems* 1, 535-545.
- Paré, D., Rochon, P., & Brais, S. (2002). Assessing the geochemical balance of managed boreal forests. *Ecological Indicators*, 1(4), 293-311.
- Payer, D. C., et Harrison, D. J. (2003). Influence of forest structure on habitat use by American marten in an industrial forest. *Forest Ecology and Management*, 179(1), 145-156.
- Pearson, A. F. (2010). Natural and logging disturbances in the temperate rain forests of the Central Coast, British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(10), 1970-1984.
- Pedlar, J. H., Pearce, J. L., Venier, L. A., et McKenney, D. W. (2002). Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*, 158(1), 189-194.
- Pelletier, C. L. (2007). *L'environnement des éricacées des forêts de l'est du Québec* (Doctoral dissertation, Université Laval).
- Perera, A.H., Buse, L.J., Weber, M.G., Crow, T.R. (2007). Emulating natural forest landscape disturbances – a synthesis. In: Perera, A.H., Buse, L.J., Weber, M.G. (Eds.), *Emulating Natural Forest Landscape Disturbances: Concepts and Applications*. Columbia University Press, New York, NY, pp. 265-274.
- Popadiouk, R. V., Chen, H. Y. H., Bowling, C., et Vasiliauskas, S. A. (2003). Compositional and structural characteristics of Ontario's boreal mixedwoods. *appendices. Ontario Ministry of Natural Resources, NESI TR-045. Queen's Printer for Ontario, Toronto, Ontario*, 53.
- Puettmann, K. J., Coates, K. D., et Messier, C. C. (2009). *A critique of silviculture: managing for complexity* (p. 188). Washington, DC: Island Press.

- Riopel, M., Bégin, J., & Ruel, J. C. (2010). Probabilités de pertes des tiges individuelles, cinq ans après des coupes avec protection des petites tiges marchandes, dans des forêts résineuses du Québec. *Canadian journal of forest research*, 40(7), 1458-1472.
- Robert, M., Bordage, D., Savard, J. P. L., Fitzgerald, G., et Morneau, F. (2000). The breeding range of the Barrow's Goldeneye in eastern North America. *The Wilson Bulletin*, 112(1), 1-7.
- Roberts, M. R., et Gilliam, F. S. (1995). Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications*, 969-977.
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Les Publications du Québec, Montréal, QC, p. 213.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T., et Karjalainen, L. (2002). Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(12), 2184-2200.
- Rowe, J.S. (1972). *Les régions forestières du Canada*: Environnement Canada, Service Canadien des Forêts, Administration centrale, Ottawa (Ontario), 172 p.
- Ruel, J. C., Horvath, R., Ung, C. H., et Munson, A. (2004). Comparing height growth and biomass production of black spruce trees in logged and burned stands. *Forest ecology and management*, 193(3), 371-384.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Chicoutimi, Québec.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y., et Paré, D. (2007). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications*, 17(6), 1619-1637.
- Sippola, A. L., Siitonen, J., et Kallio, R. (1998). Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13(1-4), 204-214.
- Smith, D. M., Larson, B. C., Kelty, M. J., et Ashton, P. M. S. (1997). *The practice of silviculture: applied forest ecology* (No. Ed. 9). John Wiley and Sons, Inc..
- Smith, D.M. (1986). *The practice of silviculture*. (No. Ed.9). John Wiley and Sons. New York. 527 p.
- Smithwick, E. A., Turner, M. G., Mack, M. C., et Chapin III, F. S. (2005). Postfire soil N cycling in northern conifer forests affected by severe, stand-replacing wildfires. *Ecosystems*, 8(2), 163-181.

- Spies, T. A. (1998). Forest structure : A key to the ecosystem. *Northwest Science*, 72:34-39.
- Spies, T. A., et Franklin, J. F. (1991). The structure of natural young, mature, and old-growth Douglas-fir forests in Oregon and Washington. *Wildlife and vegetation of unmanaged Douglas-fir forests. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-285, Portland, USA. Pacific Northwest Research Station*, 91-111.
- Spies, T. A., et Franklin, J. F. (1996). The diversity and maintenance of old-growth forests. *Biodiversity in managed landscapes. Oxford University Press, New York, New York, USA*, 296-314.
- Spies, T. A., Franklin, J. F., et Klopsch, M. (1990). Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5), 649-658.
- Spies, T. A., Franklin, J. F., et Thomas, T. B. (1988). Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69(6), 1689-1702.
- Spurr S. H. et Barnes B. V. (1980). *Forest Ecology* (3rd edn). John Wiley et Sons, New York.
- Sturtevant, B. R., Bissonette, J. A., Long, J. N., et Roberts, D. W. (1997). Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications*, 7(2), 702-712.
- Swanson, F. J., et Franklin, J. F. (1992). New forestry principles from ecosystem analysis of Pacific Northwest forests. *Ecological Applications*, 2(3), 262-274.
- Turner, M. G., Hargrove, W. W., Gardner, R. H., et Romme, W. H. (1994). Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science*, 5(5), 731-742.
- Vaillancourt, M. A. (2007). Caractérisation de la disponibilité des arbres potentiels à la nidification du Garrot d'Islande dans la forêt boréale de l'est du Québec.
- Van Wagner, C. E., Wein, R. W., et Maclean, D. A. (1983). Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands.
- Varga, P., et Klinka, K. (2001). Structure of high-elevation, old-growth stands in west-central British Columbia. *Canadian journal of forest research*, 31(12), 2098-2106.
- Vepakomma, U., St-Onge, B., Kneeshaw, D. (2011). Response of a boreal forest to canopy opening: assessing vertical and lateral tree growth with multi-temporal lidar data. *Ecological Applications*, 21(1), 99-121.
- Wardle, D. A., Zackrisson, O., Hörnberg, G., et Gallet, C. (1997). The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, 277(5330), 1296-1299.

- Woodley, S., and Forbes, G. (Editors). 1996. Forest management guidelines for protecting native biodiversity in the Fundy Model Forest. Publication of the Fundy Model Forest, Sussex, N.B. 40 p.
- Wyatt, S., Merrill, S., et Natcher, D. (2011). Ecosystem management and forestry planning in Labrador: how does Aboriginal involvement affect management plans?. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(11), 2247-2258.
- Zingg, A., Sterba, H., et Schedl, P. (2007). Sensitivity of diversity indices to management effects in forest stands. *Complex Stand Structures and Associated Dynamics: Measurement Indices and Modelling*, 58.